ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 79

8

АВГУСТ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1994

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера Ю. Л. Меницкий

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Н. А. Кругликова*
Корректоры *Л. М. Бова* и *М. В. Орлова*

Изготовление оригинал-макета ГП «Слово»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел.: (812) 213-35-59

Компьютерная верстка *Г. В. Лебедевой*

Сдано в набор 8.06.94. Подписано к печати 23.11.94. Формат $70 \times 100^1/_{16}$.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 11.1.
Усл. кр.-отт. 11.05. Уч.-изд. л. 13.0. Тираж 785. Тип. зак. 393. С. 918.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.331.2

В. Н. Косенко

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ СЕМЕЙСТВА *ALSTROEMERIACEAE*

V. N. KOSENKO. POLLEN MORPHOLOGY OF THE FAMILY *ALSTROEMERIACEAE*

С помощью СМ и СЭМ исследована морфология пыльцы 25 видов сем. *Alstroemeriaceae* Dumort. Пыльцевые зерна изученных видов 1-бороздные, крупные, билатерально-симметричные. Роды *Alstroemeria* L. и *Bomarea* Mirb. значительно различаются по типу поверхности экзины: у видов *Alstroemeria* обнаружена перфорированно-гребневидная и струйчатая экзина, у видов *Bomarea* — своеобразная сетчатая (крупносетчатая и мелкосетчатая). По рисунку поверхности экзины пыльцевые зерна рода *Schickendantzia* Pax сходны с видами *Alstroemeria*, имеющими перфорированно-гребневидную экзину. Пыльцевые зерна *Leontochir* Phil. имеют сетчатую экзину. Согласно палиноморфологическим данным, подтверждается правомерность существования сем. *Alstroemeriaceae*.

В сем. *Alstroemeriaceae* Dumort. насчитывается 4 рода, произрастающих в Центральной и Южной Америке (Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987): *Bomarea* Mirb. (около 100 видов), *Alstroemeria* L. (около 50 видов) и монотипные роды *Schickendantzia* Pax и *Leontochir* Phil.

A. Hunziker (1973) не принимает самостоятельности рода *Leontochir* и считает необходимым сведение *L. ovallei* Phil. к синониму *Alstroemeria ovallei* (Phil.) A. T. Hunziker. Род *Bomarea* на современном уровне таксономически не обработан. Обычно используют систему рода *Bomarea,* предложенную J. Baker (1888), в которой выделено 3 подрода — *Bomarea, Sphaerine* Baker и *Wichurea* Baker. Наибольший по объему подрод *Bomarea* в свою очередь разбит им на несколько групп видов. Предложенные J. Baker подроды E. Killip (1936) низвел до ранга 3 секций. В дальнейшем (Neuendorf, 1977) была описана новая (4-я) секция *Pardinae* Neuend., в которую вошли виды *B. pardina* Herb. и *B. ceratophora* Neuend., характеризующиеся в отличие от остальных видов рода *Bomarea,* кроме внешних морфологических признаков, особым строением спородермы.

По роду *Alstroemeria* также нет современной монографии. E. Bayer (1987) представил обработку видов *Alstroemeria* для территории Чили, где приводится 30 видов. Этим же автором (Bayer, 1988) сем. *Alstroemeriaceae* достаточно подробно изучено кариологически. Показано, что для представителей данного семейства характерны крупные хромосомы и небольшие их соматические числа (2n = 16, 18), что позволило высказать некоторые соображения относительно эволюции кариотипа. По мнению Bayer, наиболее примитивным является гаплоидное число x = 9 (*Bomarea* и *Leontochir*), наиболее подвинутым — x = 8 (*Alstroemeria*).

Заслуживают упоминания еще две работы, посвященные роду *Alstroemeria,* однако, к сожалению, пока опубликованы лишь тезисы проведенных исследований (Bayer, 1993; Xifreda, Sanso, 1993). Bayer (1993) предложил выделить *Alstroemeria graminea* Phil. в отдельный монотипный род под названием *Taltalia* Ehr. Bayer (non valid publ.?). Основанием для описания нового рода послужило

отсутствие у растений *A. graminea* клубневидных корней. Вид *A. graminea* в отличие от других видов *Alstroemeria* является однолетником. C. Xifreda и A. Sanso (1993), анализируя с помощью электронных микроскопов (СЭМ и ТЭМ) строение спородермы, спермодермы, а также анатомическое строение листа и стебля нескольких видов семейства, обнаружили достаточно четкие родовые признаки *Alstroemeria* и *Bomarea*.

Палинологически сем. *Alstroemeriaceae* изучено крайне недостаточно. Имеются лишь данные, полученные при исследовании нескольких видов с помощью светового микроскопа (Erdtman, 1966; Elsik, Thanikaimoni, 1970; Heusser, 1971; Radulescu, 1972—1973; Schulze, 1987).

Целью настоящей работы является наиболее полное изучение строения оболочки пыльцевых зерен представителей сем. *Alstroemeriaceae* для решения таксономических проблем и вопросов эволюции.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили главным образом гербарные коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). По отдельным видам материал получен из Гербария Главного ботанического сада РАН (MHA) или из коллекции Н. С. Турчанинова, хранящейся в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины (KW). По роду *Schickendantzia* нам были любезно предоставлены акад. А. Л. Тахтаджяном части пыльников, полученные им из Herbarium Royal Botanical Gardens KEW (K).

Изучение проведено с помощью светового (СМ, NF-Zeiss) и сканирующего (СЭМ, Jeol, JSM-35C) микроскопов. Ввиду отсутствия достаточного количества материала пыльца по роду *Schickendantzia* исследована только с помощью СЭМ. В СМ изучены ацетолизированные пыльцевые зерна, приготовленные по общепринятой методике, в СЭМ анализирована необработанная пыльца. В общей сложности изучены пыльцевые зерна 25 видов по 28 образцам (см. таблицу). Классификация сетчатой поверхности экзины принята согласно J. Praglowski, W. Punt (1973) и В. Н. Косенко (1987б).

Исследованные образцы. *Alstroemeria apertiflora* Baker: Brasilia, Pinhaes, 1914, N 15799, H. Dusen (LE). *A. aurea* Grah.: Chili, prov. Malleco, 1969, N 198, O. Zalensky (LE); Chili, prope Valdivia, W. Leichler (KW). *A. brasiliensis* Spreng.: Brasil, Martii, 433 (LE). *A. caryophyllacea* Jacq.: Brasilia, 1875, N 3805, G. Paulo Santos (LE). *A. foliosa* Mart.: Brasilia, N 1443, sine coll. (LE). *A. hookeri* subsp. *recumbens* (Herb.) Bayer: Chili, N 1223, Bridger (KW). *A. isabellina* Herb.: Rio Janeiro, 1885, N 16382, Glazion (LE). *A. ligtu* L.: Chile, 828 (LE). *A. magnifica* Herb.: Chile, N 827 (LE). *A. nemorosa* Gardner: Brasilia, Minas Geraes, Langsdorff (LE). *A. pallida* Grah.: Chile, N 828 (LE). *A. presliana* Herb.: Chile, N 741. herb. Fischer (LE). *A. psittacina* Lehm.: Brasilia, Rio Pardo, Fazenda Soledale, 1923, N 15, R. Gross (LE). *A. pulchra* Sims.: Chili, prope Valparaiso, 1885, Lindley (LE). *A. revoluta* Ruiz et Pav.: Chile, 1813, herb. Fischer (LE). *Bomarea acutifolia* (Link et Otto) Herb.: Mexico Chiapas, 1967, N 2352A, Abush Shilon (LE); S. Mexica, Halapa, 1843, N 5398, L. Galeotti (LE). *B. caldasii* Herb.: Columbia, Trepadora, 1952, N 1059, A. Fernander (MHA). *B. edulis* Herb.: Brasilia (KW). *B. glaucescens* Baker: in Andibus Ecuadorensis, 1857, R. Spruce (KW). *B. hirtella* (H. B. K.) Herb.: Mexico, Jalisco, 1960, N 812, H. Iltis, R. Koeppen (LE). *B. ovata* (Car.) Mirb.: Peru, 483, Mathews (KW). *B. salsilla* Mirb.: Chile, 828 (LE). *B. tomentosa* Herb.: Venezuela, Caracas, 1843, N 316, N. Funck (LE); in Andibus Ecuadorensis, 1857, N 5545, R. Spruce (KW). *Schickendantzia pygmea* (Herb.) Spreng.: Bolivia, N 1207, G. Mandon (K). *Leontochir ovallei* Phil.: herb. Fischer, 1913, N 1377 (LE).

Результаты и обсуждение

1. Род *Alstroemeria* L.

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные (табл. I, *2*), выпукло-вогнутой формы (табл. II, *5*), билатерально-симметричные (табл. I, *9*) или широкоэллиптические (табл. I, *5—7*), крупные, от 38.4 × 76.8 (*A. foliosa*) до 48.0 ×

Сравнительная характеристика пыльцевых зерен изученных видов сем. *Alstroemeriaceae*

№ п/п	Виды	Размер пыльцевых зерен, мкм	Толщина экзины, мкм	Поверхность экзины	Поверхность бороздной мембраны	Особенности строения элементов поверхности экзины		
						размер ячей, перфорации, мкм	ширина стенок ячеи, струй, мкм	расположение ячей, гребней
1	*Alstroemeria apertiflora*	45.9 × 91.7	1.9	Перфорированно-гребневидная	—	0.2—0.3	—	Неравномерное
2	*A. aurea*	53.7 × 78.8	1.9	То же	—	0.2—0.3	—	»
3	*A. brasiliensis*	51.4 × 76.8	3.4	Струйчатая	—	—	0.8—1.0	»
4	*A. caryophyllacea*	57.6 × 97.8	2.3	»	—	—	0.8—1.0	Равномерное
5	*A. foliosa*	38.4 × 76.8	2.3	Перфорированно-гребневидная	—	0.2—0.3	—	»
6	*A. hookeri* subsp. *recumbens*	42.2 × 76.8	1.9	То же	—	0.2—0.3	—	»
7	*A. isabellina*	48.8 × 90.2	2.1	» »	—	0.2—0.5	—	Неравномерное
8	*A. ligtu*	38.4 × 88.4	2.8	» »	—	0.2—0.5	—	»
9	*A. magnifica*	48.0 × 99.8	1.9	Струйчатая	—	—	0.6—1.0	»
10	*A. nemorosa*	46.0 × 92.0	2.5	»	—	—	0.6—1.0	»
11	*A. pallida*	34.5 × 84.4	1.5	Перфорированно-гребневидная	Гладкая	0.2—0.3	—	»
12	*A. presliana*	46.0 × 86.4	2.5	То же	—	0.2—0.3	—	»
13	*A. psittacina*	57.6 × 97.8	2.3	» »	—	0.2—0.3	—	»
14	*A. pulchra*	38.4 × 86.4	1.9	» »	—	0.1—0.3	—	Равномерное
15	*A. revoluta*	42.2 × 76.8	1.9	» »	—	0.2—0.3	—	Неравномерное
16	*Schickendantzia pygmea*	—	—	» »	—	0.1—0.3	—	»
17	*Leontochir ovallei*	39.8 × 67.5	1.3	Сетчатая	Бугорчатая	0.8—2.0	0.8—2.0 и 0.1—0.4	»
18	*Bomarea acutifolia*	44.1 × 76.8	1.9	Крупносетчатая	»	1.0—2.0	2.0—4.0 и 0.1—0.3	»
19	*B. caldasii*	61.4 × 101.7	2.3	»	—	1.0—1.5	2.0—5.0 и 0.2—0.5	»
20	*B. edulis*	38.4 × 76.8	3.8	Мелкосетчатая	—	0.8—1.0	0.3—1.0	Равномерное
21	*B. glaucescens*	38.4 × 63.3	1.8	Крупносетчатая	—	0.5—1.0	0.7—2.5 и 0.2—0.3	Неравномерное
22	*B. hirtella*	42.2 × 82.5	2.6	»	Гладкая	0.5—1.0	0.7—2.5 и 0.2—0.3	»
23	*B. ovata*	42.2 × 72.9	3.2	»	—	0.8—1.5	0.8—2.5 и 0.2—0.4	»

Продолжение таблицы

№ п/п	Виды	Размер пыльцевых зерен, мкм	Толщина экзины, мкм	Поверхность экзины	Поверхность бороздной мембраны	Особенности строения элементов поверхности экзины		
						размер ячей, перфорации, мкм	ширина стенок ячей, струй, мкм	расположение ячей, гребней
24	*Bomarea salsilla*	32.6 × 51.8	1.9	Крупносетчатая	Гладкая	0.8—1.5	1.0—2.5 и 0.1—0.3	Неравномерное
25	*B. tomentosa*	38.4 × 65.2	1.9	»	—	0.5—1.5	0.8—2.5 и 0.1—0.5	»

× 99.8 мкм (*A. magnifica*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая, в отдельных случаях обнаружено сужение борозды в центре и расширение ее к концам. Мембрана борозды чаще не выявляется, иногда гладкая (табл. II, *3*). Экзина 1.9—3.4 мкм толщ., перфорированно-гребневидная (у большинства видов — табл. I. *3, 8*; II, *1, 4, 6, 7*) или струйчатая (табл. I, *1, 4*). Перфорации очень четкие, 0.1—0.5 мкм. Поверхность экзины неравномерная. Наиболее значительно выражены гребни в центре проксимальной стороны, от которого как бы веером расходящиеся по обе стороны пыльцевого зерна. По направлению к центру дистальной стороны, т. е. к краям борозды, рисунок экзины становится менее рельефным, струи или гребни удлиняются и располагаются перпендикулярно большому экваториальному диаметру (табл. I, *2*). Струи намного длиннее гребней, одной ширины (0.6—1.0 мкм), как бы переплетаются между собой, перфорации между ними отсутствуют (табл. I, *1*).

2. Род *Schickendantzia* Pax

Исследование пыльцевых зерен проведено только с помощью СЭМ. Установлено, что поверхность экзины *S. pygmea* перфорированно-гребневидная (табл. II, *8*). Перфорации четкие, 0.1—0.3 мкм. Наиболее крупные и высокие гребни в центре проксимальной стороны и на латеральных поверхностях, менее рельефный рисунок у краев борозды и на концах пыльцевого зерна.

3. Род *Leontochir* Phil.

Пыльцевые зерна 1-бороздные (табл. III, *2*) или билатерально-симметричные, в очертании с полюса продолговато-эллиптические (табл. III, *1*), крупные, 39.8 × 67.5 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая. Мембрана борозды бугорчатая (табл. III, *3*). Экзина 1.3 мкм толщ., сетчатая (табл. II, *9*). Ячеи располагаются неравномерно, они значительно мельче у краев борозд и у концов пыльцевого зерна (табл. III, *3*). Ячеи по размеру двух типов: крупные (0.8—2.0 мкм) и расположенные между ними или на их стенках более мелкие ячеи или перфорации (0.1—0.4 мкм). Стенки ячей 0.8—2.0 мкм шир. Дно крупных ячей бугорчатое (табл. II, *9*).

4. Род *Bomarea* Mirb.

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные (табл. IV, *2, 7*). выпукло-вогнутой формы

(табл. IV, *9, 11*) или билатерально-симметричные, в очертании с полюса широкоэллиптические (табл. IV, *3, 9*), крупные, от 32.6 × 51.8 (*B. salsilla*) до 61.4 × 101.7 мкм (*B. caldasii*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, чаще узкая. Мембрана борозды гладкая (табл. III, *5, 8*) или (реже) бугорчатая (*B. acutifolia*). Экзина 1.9—3.8 мкм толщ., семитектатная; столбиковый слой незначительный по высоте; головки столбиков крупные, сливаясь или плотно прилегая друг к другу, образуют толстый покров; подстилающий слой намного тоньше столбикового слоя и покрова (табл. IV, *4, 6, 10*). Поверхность экзины крупносетчатая (у большинства видов — табл. III, *7, 8*; IV, *1, 8*) или мелкосетчатая (*B. edulis* — табл. IV, *12*). Рисунок на поверхности экзины неравномерный. На концах пыльцевого зерна зоны с более мелкой сеткой, на остальной же части пыльцевого зерна ячеи крупные, 0.7—4.0 мкм, неправильной формы, и между ними или на их стенках многочисленные перфорации, 0.1—0.5 мкм. Стенки крупных ячей 0.5—2.0 мкм шир. Дно крупных ячей бугорчатое (табл. III, *7*; IV, *1, 8*) или гладкое (табл. III, *9*).

При проведении сравнительного изучения морфологии пыльцы сем. *Alstroemeriaceae* обнаружено, что роды *Alstroemeria, Bomarea* и *Leontochir* достаточно хорошо различаются между собой по набору палинологических признаков. Наиболее значительны различия по типу поверхности экзины. Виды *Alstroemeria* характеризуются в большинстве своем перфорированно-гребневидной и реже струйчатой поверхностями экзины. Рисунок на поверхности неравномерный, гребни различаются по размеру и форме, наиболее широкие и короткие находятся в центре проксимальной стороны и от этого центра веером расходятся по остальной поверхности пыльцевого зерна (табл. I, *6, 7*; II, *2, 5*). Между гребнями имеются многочисленные, чаще округлые, глубокие, размером 0.1—0.5 мкм, перфорации (табл. I, *8*; III, *1, 6, 7*). Для струйчатой экзины характерно отсутствие перфораций между струями. Струи длинные, 0.6—1.0 мкм шир., нередко переплетающиеся между собой (табл. I, *1, 4*), и, так же как и гребни, расходятся из центра проксимальной стороны пыльцевого зерна (табл. I, *2*).

Пыльцевые зерна *Schickendantzia* сходны по характеру поверхности экзины с видами *Alstroemeria*, имеющими перфорированно-гребневидную экзину (табл. II, *8*).

Пыльцевым зернам изученных видов *Bomarea* свойственны главным образом крупносетчатая поверхность экзины и особое расположение ячей на поверхности. Своеобразие структуры экзины видов *Bomarea* выражается в наличии на концах пыльцевых зерен более плотных, с мелкими перфорациями, зон (табл. III, *4, 6*; IV, *5, 7, 9*), в то время как на остальной части оболочки ячеи крупные (до 4.0 мкм), с перфорациями на стенках (табл. III, *7*; IV, *2, 8*). Выявленный диморфизм в структуре экзины в определенной степени соответствует приведенному в ранних исследованиях (Elsik, Thanikaimoni, 1970; Neuendorf, 1977). Наибольшая степень диморфизма обнаружена у *B. pardina* и *B. ceratophora*, на концах пыльцевых зерен которых имеются палочковидные выросты — аурикулы, т. е. в этой части оболочки эктэкзина интектатная в отличие от остальной оболочки, где хорошо выражены крупная сетка и соответственно семитектатная эктэкзина. Указанная особенность в строении спородермы видов *B. pardina* и *B. ceratophora* в сочетании с некоторыми другими морфологическими признаками позволили выделить эти виды в отдельную секцию *Pardinae* (Neuendorf, 1977). Среди изученных нами видов *Bomarea* выделяется вид *B. edulis*, характеризующийся мелкосетчатой и наиболее толстой экзиной (табл. IV, *10, 12*).

Пыльцевые зерна *Leontochir* по характеру поверхности экзины имеют определенное сходство с пыльцевыми зернами видов *Bomarea*. Экзина *Leontochir* сетчатая, ячеи неравномерно распределены на поверхности, по размеру несколько мельче (до 2.0 мкм), чем у большинства видов *Bomarea*, но, так же

как и у видов *Bomarea*, имеются перфорации на стенках (табл. II, *9*). Однако в спородерме *Leontochir* менее четко выражены зоны иной структуры на концах пыльцевого зерна, здесь более плавный переход рисунка экзины от центра пыльцевого зерна к его концам и краям борозды (табл. III, *1, 2*). Поверхность экзины в сочетании с другими палинологическими признаками — свидетельство обособленного положения рода *Leontochir* внутри сем. *Alstroemeriaceae*, в связи с чем не подтверждается высказанная ранее (Hunziker, 1973) точка зрения о включении его в объем рода *Alstroemeria*.

Наряду с описанными родовыми признаками спородермы анализ полученных результатов позволяет отметить общие для семейства палинологические признаки. Для родов *Alstroemeria, Bomarea* и *Leontochir* характерны крупные, 1-бороздные, билатерально-симметричные, в очертании с полюса чаще эллиптические или широкоэллиптические и нередко выпукло-вогнутой формы пыльцевые зерна. Экзина сравнительно толстая (1.5—3.8 мкм), семитектатная, эктэкзина представлена мощным толстым покровом, слабо развитым столбиковым и очень тонким подстилающим слоями. Поверхность экзины перфорированно-гребневидная, струйчатая и крупно-сетчатая, с зонами почти тектатной либо (реже) интектатной эктэкзины на концах пыльцевого зерна. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая, без оперкулума. Мембрана борозды часто не выявляется, а если выявляется, то гладкая или (реже) бугорчатая (*Leontochir*).

Происхождение сем. *Alstroemeriaceae* и его связи с другими семействами порядков *Liliales* и *Amaryllidales* не вполне ясны. J. Baker (1888), а вслед за ним F. Pax, K. Hoffman (1930) помещали роды *Alstroemeria, Bomarea, Leontochir* и *Schickendantzia* в сем. *Amaryllidaceae*. F. Buxbaum (1954) на основе признаков строения цветка и плода пришел к заключению о сходстве родов *Alstroemeria, Bomarea, Leontochir* и *Schickendantzia* с североамериканскими видами рода *Lilium* и соответственно о включении их в ранге подсем. *Alstroemerioideae* в сем. *Liliaceae*. Анализ палинологических данных подтверждает высказанную ранее (Hutchinson, 1934) и принятую в настоящее время (Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987) точку зрения о самостоятельности сем. *Alstroemeriaceae*. По комплексу признаков строения спородермы роды сем. *Alstroemeriaceae* отличаются как от родов сем. *Liliaceae*, так и от родов сем. *Amaryllidaceae*. Главными отличительными признаками являются: 1) нередко обнаруживаемая у родов *Alstroemeria* и *Bomarea* своеобразная выпукло-вогнутая форма пыльцевых зерен; 2) перфорированно-гребневидная поверхность экзины видов *Alstroemeria* и *Schickendantzia*; 3) диморфизм поверхности экзины у видов *Bomarea*.

Выявленный у большинства видов *Bomarea* тип крупносетчатой поверхности экзины характерен и для пыльцевых зерен видов *Lilium* L., *Notholirion* Wall. et Bioss. и *Nomocharis* Franch., однако пыльцевые зерна этих родов значительно различаются по деталям строения сетки и стенки ячей (Баранова, 1985; Косенко, 1991б). У пыльцевых зерен родов *Lilium, Notholirion* и *Nomocharis* сетка почти равномерная, стенки ячей дробные, состоящие из отдельных элементов различной конфигурации, в то время как у видов *Bomarea* стенки ячей сплошные, с перфорациями. Кроме того, в эктэкзине видов *Bomarea* очень толстый покров и слабо выражен столбиковый слой в отличие от названных родов *Liliaceae*, в эктэкзине которых четкие высокие столбики, часто сливаясь, создают очень красивую и крупную сетку на поверхности пыльцевого зерна. Из 10 родов, включаемых в сем. *Liliaceae* s. str. (Тахтаджян, 1987), пожалуй, наиболее сходны с видами *Bomarea* по строению поверхности экзины североамериканские виды *Fritillaria* L. (Косенко, 1991а). Сходство это проявляется в строении стенок ячей (сплошные с перфорациями), но у пыльцевых зерен *Fritillaria* иное расположение ячей и значительно отличается строение борозды.

Наибольший интерес вызывает тот факт, что у одного из родов сем. *Amaryllidaceae*, в частности у вида *Hymenocallis quitoensis* Herb., так же как и у видов *Bomarea pardina* и *B. ceratophora*, обнаружены 1-бороздные пыльцевые зерна с сетчатой экзиной и палочковидными или ушковидными (auriculate) выростами на экваториальной поверхности (Meerow, Dehgan, 1985). У других семейств однодольных пыльцевые зерна подобного строения не обнаружены. Следует отметить, что описанный для большинства видов *Alstroemeria* перфорированно-гребневидный тип поверхности экзины также уникален для представителей порядков *Liliales, Asparagales, Amaryllidales.* Обнаруженная у отдельных видов *Alstroemeria* струйчатая поверхность экзины известна для некоторых видов *Littonia* Hook. сем. *Melanthiaceae* s. l. (*L. minor* Deflers; Косенко, 1988), видов рода *Calochortus* Pursh. сем. *Calochortaceae* Dumort. (*C. pulchellus* Dougl., *C. albus* Dougl., *C. amabilis* Pardy, *C. monophyllus* Lem., *C. apiculatus* Baker, *C. splendens* Dougl., *C. venustulus* Greene; Косенко, 1987а), отдельных видов *Tacca* Forst. сем. *Taccaceae* (*T. laevis* Roxb., *T. chantrieri* Andre; Косенко, неопубл. данные). По сравнению с видами *Alstroemeria* струи на поверхности пыльцы видов *Littonia* и *Calochortus* значительно короче, тоньше, более равномерно распределены по поверхности, а сами пыльцевые зерна мельче и только лодочковидной формы. Что же касается рода *Tacca*, то у отдельных его видов имеются пыльцевые зерна с гребневидно-струйчатой экзиной, в общих чертах напоминающей экзину *Alstroemeria,* что в определенной степени указывает на эволюционную близость семейств *Alstroemeriaceae* и *Taccaceae* (Тахтаджян, 1987). Наличие у видов *Littonia* сем. *Melanthiaceae* s. l. струйчатого типа экзины, в какой-то мере сходного с типом экзины отдельных видов *Alstroemeria,* согласуется с высказанной А. Л. Тахтаджяном (1987) гипотезой о происхождении сем. *Alstroemeriaceae,* а точнее, о наличии общих корней с *Melanthiaceae.*

Касаясь вопросов эволюции экзины, по-видимому, можно считать, что сетчатая (*Leontochir*), крупносетчатая и мелкосетчатая (*Bomarea*) поверхности с большим количеством перфораций на стенках ячей, толстым покровом и слабо выраженным столбиковым слоем являются наиболее примитивными в семействе. Перфорированно-гребневидную и струйчатую экзину видов *Alstroemeria* соответственно следует оценивать как более продвинутую. Эта точка зрения подкрепляется кариологическими данными (Bayer, 1988), согласно которым исходным является основное хромосомное число $x = 9$ (*Bomarea* и *Leontochir*), а $x = 8$ (*Alstroemeria*) рассматривается как производное от него. Наличие диморфизма в структуре экзины у некоторых видов *Bomarea* свидетельствует о древности этих таксонов, так как пыльцевые зерна аналогичного строения (1-бороздные, с мелкосетчатой экзиной и аурикулятными выростами на концах) были обнаружены в позднемеловых отложениях Перу (Elsik, 1964) и описаны как *Auriculidites reticulatus* Elsik. Необходимо подчеркнуть, что современные виды *Bomarea pardina, B. ceratophora* и *Hymenocallis quatoensis,* имеющие диморфную поверхность экзины, также произрастают на территории Южной Америки (Перуанские Анды).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. В. Ультраструктура палинодермы и морфологические типы пыльцевых зерен рода *Lilium* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 297—304.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы видов рода *Calochortus* (*Calochortaceae*) // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 6. С. 758—764.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы *Tofieldieae, Narthecieae, Melanthieae, Xerophylleae* (*Melanthiaceae*) // Бот. журн. 1987б. Т. 72. № 10. С. 1318—1330.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы *Chionographideae, Uvularieae, Tricyrtideae, Scoliopeae, Anguillarieae, Iphigenieae, Glorioseae, Colchiceae* (*Melanthiaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 172—185.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы рода *Fritillaria* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 3. С. 1201—1210.

Косенко В. Н. Палиноморфология семейства *Liliaceae* s. str. // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 12. С. 1696—1706.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 438 с.

Baker J. G. Handbook of the *Amaryllidaceae*. London, 1888. 216 p.

Bayer E. Die Gattung *Alstroemeria* in Chile // Mitt. Bot. Staatssamml. München, 1987. Bd 24. S. 1—362.

Bayer E. Beitrage zur Cytologie der *Alstroemeria* // Mitt. Bot. Staatssamml. München, 1988. Bd 27. S. 1—6.

Bayer E. Alstroemeria graminea Phil. (*Alstroemeriaceae*) — A real *Alstroemeria* of Northern Chile? // Monocotyledons. An Int. Symp. Kew, 1993. P. 23.

Buxbaum F. Morphologie der Blüme und Frucht von *Alstroemeria* und der Anschluss der Alstroemerioideen bei den echten Liliaceen // Österr. Bot. Z. 1954. Bd 101. S. 337—352.

Dahlgren R. M. T., Clifford H. T., Yeo P. E. The families of the Monocotyledons. Berlin etc., 1985. 520 p.

Elsik W. C. A new sporomorph genus from Eastern Peru // Pollen et Spores. 1964. Vol. 6. N 2. P. 601—604.

Elsik W. C., Thanikaimoni G. Bomarea lyncina Herb. (*Amaryllidaceae*) and *Auriculidites* Elsik // Pollen et Spores. 1970. Vol. 12. N 2. P. 177—180.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. N. Y.—London, 1966. 553 p.

Heusser C. J. Pollen and Spores of Chile. Tucson, 1971. 167 p.

Hunziker A. T. Notus sorbe *Alstroemeria* // Kurtziana. 1973. T. 7. P. 133—135.

Hutchinson J. The families of flowering plants. Monocotyledons. London, 1934. 243 p.

Killip E. P. Bomarea, a genus of showy Andean plants // Nat. Hort. Mag. 1936. Vol. 15. P. 115—129.

Meerow A. W., Dehgan B. The auriculate pollen grains of *Hymenocallis quitoensis* Herb. (*Amaryllidaceae*) and its systematic implications // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. N 4. P. 540—547.

Neuendorf M. Pardinae, a new section of *Bomarea* (*Alstroemeriaceae*) // Bot. Notiser. 1977. Vol. 130. N 1. P. 55—60.

Pax F., Hoffman K. Amaryllidaceae // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930. Bd 15a. S. 91—430.

Praglowski J., Punt W. An elecidation of the microreticulate structure of the exines // Grana. 1973. Vol. 13. N 1. P. 45—50.

Radulescu D. Recherches morpho-palynologiquis sur la familie *Liliaceae* // Acta Bot. Horti Buc. 1972—1973. P. 133—249.

Schulze W. Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. III. *Alstroemeriaceae* // Wiss. Ztschr. Fr.-Schiller Univ. Jena. Math.-Nat. R. 1978. Bd 27. H. 1. S. 79—85.

Xifreda C. C., Sanso A. M. Morphological and anatomical studies in *Bomarea* and *Alstroemeria* (*Alstoemeriaceae*) // Monocotyledons. An Int. Symp. Kew, 1993. (Suppl.).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 III 1994

SUMMARY

The pollen of 25 species from 4 genera of the *Alstroemeriaceae* have been examined using the light and scanning electron microscopes. The pollen of all species investigated is monosulcate, large, nonoperculate, boat shaped or elliptical, bilaterally symmetrical, isopolar with semitectate exine and shallow sulcus. The genera *Alstroemeria* and *Bomarea* differ sufficiently by types of the exine surface. Pollen of the most species *Alstroemeria* have perforate-cristiformis and rare striate exine ornamentation. The species of *Bomarea* are characterized by reticulate (macro- and microreticulate) exine with dimorphic surface of exine. *Schickendantzia* has the same type of surface ornamentation as the most species of the genus *Alstroemeria*. Pollen morphology supports that the genus *Leontochir* should be considered as the genus as its own.

The palynomorphological data are in agreement with the maintenance of segregated family *Alstroemeriaceae*.

УДК 577.472 : 581.526.325 : 581.524.3

Н. А. Петрова, Г. Ф. Расплетина

ВЛИЯНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА ФИТОПЛАНКТОНА НА КРУГОВОРОТ ФОСФОРА В ЭКОСИСТЕМЕ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА [1]

N. A. PETROVA, G. F. RASPLETINA. THE EFFECT OF PHYTOPLANKTON COMPOSITION ON THE PHOSPHORUS TURNOVER IN LAKE LADOGA ECOSYSTEM

По данным многолетних наблюдений процесса антропогенного евтрофирования Ладожского оз. выделены три основные группы водорослей, определяющие характер сукцессий фитопланктона. Наиболее существенными функциональными различиями между видами — представителями этих групп являются скорость ассимиляции фосфора, скорость ассимиляции углерода и затраты фосфора на единицу новообразованного органического вещества. Интенсивность развития видов каждой из групп зависит от их устойчивости к низким температурам и ветровому воздействию. Сукцессия фитопланктона обеспечивает многократное увеличение скорости круговорота фосфора и приводит к сбалансированности между фосфорной нагрузкой на водоем и его первичной продуктивностью при переходе озерной экосистемы в новый трофический статус. Использованный принцип выделения экологически различных групп водорослей позволяет воспроизвести механизм сукцессии фитопланктона в прогностической математической модели экосистемы.

Ладога — одно из больших, исторически олиготрофных озер умеренной зоны. Средняя глубина Ладожского оз. 51 м, максимальная — 230 м, площадь поверхности без островов 17 677 км^2. От размеров и структуры котловины зависит бóльшая часть функциональных характеристик озерной экосистемы. Морфометрия озерной котловины влияет на баланс продукционно-деструкционных процессов: соотношением между объемами эпилимниона (трофогенной области) и гиполимниона (трофолитической области) определяется способность озера сохранять олиготрофный статус более или менее длительное время. Большие олиготрофные озера умеренной зоны еще в начале XX в. характеризовались развитием преимущественно диатомового планктона, достаточно разнообразного флористически, но сравнительно малопродуктивного.

Состав альгофлоры определялся двумя основными факторами — бедностью озерной воды биогенными элементами, особенно фосфором, и значительным влиянием на сообщества водорослей гидрологических условий в водоеме — температурного режима и интенсивного ветрового перемешивания.

Бедность биогенными элементами связана с преобладанием кристаллических пород в бассейнах практически всех больших озер умеренной зоны. Направленность геохимических процессов основных ландшафтов этой географической зоны проявляется в том, что фосфор в природных водах содержится в малых количествах.

Особенностью температурного режима больших озер является пространственная неравномерность процессов весеннего прогрева и осеннего охлаждения. Сложность морфометрии озерной котловины и большой диапазон глубин приво-

[1] Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 93-04-6960).

дят к тому, что весной быстро прогревающиеся мелководья соседствуют в течение 1.5—2 месяцев с холодными центральными глубоководными областями, будучи отделены от них термическим баром (зоной воды с температурой максимальной плотности +4 °С). В прибрежных районах значительно раньше создаются благоприятные для развития водорослей температурные условия. Здесь же весной концентрируется бóльшая часть биогенных веществ, поступающих в озеро с паводковыми водами. Весенний пик развития фитопланктона отмечается только в прогретых прибрежных мелководьях. Исчезновение весеннего термического бара в момент, когда воды центральной части озера прогреваются до +4 °С, сопровождается интенсивным смешением прибрежных и центральных озерных водных масс, резким падением температуры воды в прибрежной зоне, особенно заметным в заливах. Это приводит к депрессии фитопланктона прибрежных областей, определяющей резкую границу между периодами развития весенних и летних комплексов водорослей. Летний планктон развивается по мере формирования озерного эпилимниона, и в глубоководных частях водоема летний пик в сезонном развитии водорослей обычно оказывается единственным. Осенний планктон в больших озерах формируется за счет увеличения численности весенне-осенних диатомовых, переживающих летний период в придонных слоях гиполимниона. Ветровое перемешивание существенно влияет на планктонные сообщества водорослей: резко снижается численность живых клеток в периоды штормов летом и осенью.

Антропогенное евтрофирование больших озер умеренной зоны возникает под влиянием увеличения поступления с водосбора в водоем фосфора промышленных, коммунальных и сельскохозяйственных сточных вод. Рост концентрации фосфора в озерной воде происходит быстро и не сопровождается обмелением водоема и выравниванием озерной котловины, характерными для естественного пути озерной эволюции (Петрова и др., 1987). Поэтому в дальнейшем на формирование планктонных сообществ водорослей влияют как возросшая биогенная обеспеченность экосистемы, так и оставшийся неизменным сложный гидрологический режим. Разумеется, все прочие факторы, обычно существенные для процесса фотосинтеза, такие как освещенность, прозрачность и цвет воды, разнообразные химические компоненты среды и т. д., тоже оказывают воздействие. Все же основной интерес для анализа представляет проблема сукцессии фитопланктона при стимулирующем влиянии на сообщества растущей фосфорной обеспеченности и сдерживающем влиянии сложных температурных и ветровых условий.

Такой анализ был осуществлен нами по материалам комплексного исследования Ладожского оз. в 1976—1990 гг.

Евтрофирование Ладожского оз. началось в середине 60-х годов (Антропогенное эвтрофирование..., 1982; Ладожское озеро..., 1992; Расплетина, 1992). Фосфорная нагрузка, близкая к критической, сохраняется до настоящего времени (табл. 1).

Тенденция изменений в фитопланктоне озера на протяжении подробно изученного периода сводилась к следующему. Общий видовой состав планктона изменился мало, однако значительно возросло число массовых видов (с 4 до 22). По численности и первичной продуктивности гораздо большее значение, чем на олиготрофной стадии, приобрели синезеленые водоросли. Диатомовые остались доминантами весной, из летнего планктона, особенно в штилевые периоды, они полностью вытеснялись синезелеными и зелеными. Весь период перестройки планктона в 1976—1990 гг. можно подразделить на два этапа. На первом этапе евтрофирования (до 1983 г. включительно) среди массовых форм постоянно возрастала роль видов, преобладающих обычно в планктоне естественно-евтрофных водоемов. Однако эти виды, теплолюбивые и плохо переносящие интенсивное ветровое перемешивание, достигнув максимального развития в 1983 г., постепенно уступили ведущую роль в планктоне

ТАБЛИЦА 1

Фосфорная нагрузка и концентрация общего фосфора в воде Ладожского оз.

Годы	Поступление, т/год	Нагрузка, г/м^2 · год	Концентрация общего фосфора, мкг/л	Годы	Поступление, т/год	Нагрузка, г/м^2 · год	Концентрация общего фосфора, мкг/л
1959—1962	2430	0.14	10	1984	5550	0.31	24
1976	6830	0.37	30	1985	5930	0.34	20
1977			24	1986	5950	0.34	23
1978			22	1987	7610	0.43	23
1979			26	1988	6060	0.34	20
1980	—	—	27	1989	6020	0.34	20
1981	7360	0.42	24	1990	5640	0.32	20
1982	8110	0.46	23	1991	8170	0.46	21
1983	—	—	23				

Примечание. « — » — данные отсутствуют. В столбцах «Поступление» и «Нагрузка» для 1976—1979 гг. приведены величины, средние за этот период.

традиционным ладожским доминантам. На втором этапе планктонной сукцессии в 1985—1990 гг. массовые формы олиготрофного периода приобретали все большее значение, и к 1990 г. состав доминантов был почти идентичен описанному в период 1956—1962 гг. (Петрова, 1968, 1990; Петрова и др., 1992). В результате значительной обеспеченности фосфором поднялся уровень продуктивности всех сообществ. Это привело к заметному увеличению годовой первичной продукции озера. Как и состав массовых видов, уровень первичной продуктивности изменялся в два этапа. В годы преобладания видов евтрофных озер продукционная нагрузка составляла в среднем 49.5 гС/м^2 за вегетационный период (1976—1983 гг.). Количество автохтонного органического вещества, создаваемого фитопланктоном, стало равным аллохтонному, поступающему из водосборного бассейна. При восстановлении ведущей роли в планктоне традиционных доминантов (1985—1990 гг.) продукционная нагрузка вновь резко увеличилась, в среднем до 76 гС/м^2 за вегетационный период. Количество автохтонного органического вещества примерно в 1.5 раза превысило поступление аллохтонного. Изменение скорости воспроизводства автохтонного органического вещества повлияло на соотношение лабильной и консервативной органики в озерной экосистеме, способствовало увеличению интенсивности бактериальной деструкции, что в свою очередь явилось причиной заметного снижения содержания кислорода в воде (Тержевик и др., 1992; Трегубова, Кулиш, 1992).

Данные, полученные в результате многолетних комплексных исследований Ладожского оз. (Ладожское озеро..., 1992), представляют собой важный и интересный материал для построения математической модели экосистемы этого сложного водоема. Для того чтобы модель могла служить прогностическим целям, необходимо ввести в нее достаточно полное описание сукцессии фитопланктона, являющейся первопричиной перестройки всей цепи накопления и трансформации органического вещества в озере. Попытки использовать в модельных расчетах разные по своим характерным параметрам группы фитопланктеров делались неоднократно (The phosphorus management..., 1980). Группы фитопланктона выделялись чаще всего по срокам сезонного развития. К сожалению, как правило, не хватало сведений об экологии массовых видов, составляющих эти группы. Экспериментальные исследования последних лет, в том числе и проведенные на Ладожском оз., позволяют предложить несколько более полные характеристики типичных планктонных комплексов водорослей.

Математическое моделирование экосистемы Ладожского оз. предпринималось неоднократно. Первые варианты модели были разработаны В. В. Мен-

шуткиным совместно с коллективом Ладожской экспедиции Института озероведения АН СССР (Меншуткин, Воробьева, 1987). В третьей, окончательной, модификации этой модели фитопланктон рассматривался как единое сообщество, обладающее определенными, разными по сезонам функциональными особенностями. Осредненные для всего сообщества значения параметров среды, регулирующих уровень развития водорослей, позволяли получать общее количество фитопланктона, пропорциональное фосфорной нагрузке на озеро. Достаточно реалистично воспроизводилось распределение биомассы водорослей по сезонам и акватории озера, хотя гидрологическая часть модели была очень упрощенной. Эта модель на первом этапе планктонной сукцессии позволяла удовлетворительно прогнозировать суммарный прирост первичной продукции в озере при изменении фосфорной нагрузки.

Следующий вариант математической модели Ладожского оз. был предложен А. В. Леоновым с соавт. (1991), где подробно решалась задача оценки потоков органического вещества и скоростей его трансформации в различных звеньях экосистемы. В соответствии с этим фитопланктон рассматривался в целом, так как являлся источником формирования автохтонного органического вещества в воде пропорционально распределению концентрации биогенных веществ по акватории озера.

В модели экосистемы Ладоги, разработанной коллективом авторов под руководством В. В. Меншуткина и Л. А. Руховца (Astrakhantsev et al., 1993), внесено большое количество уточнений в анализ пространственного и временнóго хода экосистемных процессов за счет объединения химико-биологической части с подробной гидрофизической моделью озера (Астраханцев и др., 1988). В частности, появилась возможность моделировать различные по метеорологическим условиям годы.

Во всех существующих моделях экосистемы Ладожского оз. серьезным, хотя и вынужденным упрощением было представление о том, что соотношение углерода и фосфора в потреблении фитопланктеров сохраняется, как и в клеточном веществе, равным 40. Применение метода авторадиографии для исследования индивидуальных характеристик довольно значительного круга массовых видов водорослей ладожского планктона позволило выделить экологические группы, различающиеся по чрезвычайно важным параметрам: продуктивности, интенсивности потребления фосфора и количеству ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода на единицу потребленного фосфора (Gutelmacher, Petrova, 1982; Петрова, 1990). Наиболее существенной характеристикой водорослей, функциональные особенности которых исторически сформировались в естественно-олиготрофных озерах, оказалась вдвое меньшая потребность в фосфоре на единицу ассимилированного углерода, чем у видов евтрофных водоемов.

В ладожском планктоне по этим параметрам выделяются три группы сообществ, каждой из которых свойственны и другие черты: определенные сезонные пределы развития, устойчивость по отношению к неблагоприятным погодным условиям, значимость в рационе зоопланктеров и т. д. Функционально обоснованное выделение различных типов фитопланктона позволяет более четко имитировать при помощи математической модели роль водорослей в трансформации озерной экосистемы.

Весенний фитопланктон в больших озерах умеренной зоны представляет собой весьма специфическое сообщество, образованное малым числом достаточно холодноводных видов (значительная часть периода развития водорослей весной проходит подо льдом). Весенний планктон в период антропогенного евтрофирования Ладоги изменился мало. Преобладающим остался комплекс диатомовых водорослей с традиционным доминантом *Aulacosira islandica* (O. Müll.) Sim. Только поздней весной к основному доминанту присоединяется другая массовая водоросль — *Diatoma tanue* var. *elongatum* Lyngb., и сообщество

трансформируется в комплекс *Aulacosira—Diatoma.* Интенсивное развитие весеннего планктона происходит только в пределах рано прогревающейся мелководной части озера между берегом и термическим баром. Цикл развития заканчивается в период формирования озерного эпилимниона, когда колонии *Aulacosira* опускаются в придонные слои воды. В гиполимнионе *Aulacosira* сохраняется в течение гидрологического лета, а затем, всплывая во время осеннего перемешивания озера, принимает участие в осеннем планктоне опять в роли доминанта. Осенью планктон этого типа распространен преимущественно в области глубин 30—60 м, где клетки *Aulacosira* хорошо сохраняются в гиполимнионе. В то же время осеннее перемешивание, выносящее клетки к поверхности, происходит на этих глубинах в период достаточной для фотосинтеза интенсивности солнечной радиации. Весенне-осенний диатомовый планктон, характеризующийся комплексами *Aulacosira* и *Aulacosira—Diatoma,* был выделен в группу, определенную индексом A_1.

В группу под индексом A_2 вошли комплексы водорослей, развивавшиеся летом на первом этапе планктонной сукцессии, вызванной ростом концентрации фосфора в озерной воде. Доминанты этих сообществ принадлежат к видам, широко распространенным в естественно-евтрофных водоемах. Это преимущественно синезеленые водоросли родов *Mycrocystis* и *Oscillatoria.* Летние планктонные комплексы этого типа высокопродуктивны и чрезвычайно разнообразны по видовому составу. Преобладают в них обычно представители синезеленых и зеленых водорослей. Большинство массовых видов, участвующих в этих комплексах, встречалось в Ладоге олиготрофного периода, но гораздо реже и в незначительных количествах. Прежние массовые летние виды, особенно диатомовые (*Asterionella, Tabellaria*) и золотистые (*Dynobryon*), в комплексах группы A_2 совершенно отсутствовали, вытесненные новыми доминантами. Особенно ярко это проявлялось в штилевые периоды, наиболее благоприятные для развития крупных, рыхлых колоний теплолюбивых, чувствительных к механическому повреждению при ветровом перемешивании синезеленых водорослей. Характеристика летнего планктона этой группы была дана нами по параметрам комплексов *Microcystis* и *Oscillatoria.*

Третья группа (A_3) представляет собой также летний планктон, но сформировавшийся на следующем этапе планктонной сукцессии. В нем доминировали синезеленые водоросли *Aphanizomenon flosaquae* (Lyngb.) Bréb. и *Woronichinia naegelina* (Ung.) Elenk., массовые виды лета и осени в олиготрофный период. Третьим типичным доминантом этой группы была желтозеленая водоросль *Tribonema affine* West., также постоянная, хотя и не такая обильная до начала евтрофирования (Петрова, 1968, 1990).

В табл. 2 приведены основные функциональные характеристики выделенных групп планктона. Видно, что продуктивность всех трех групп комплексов в благоприятных условиях практически одинакова. Наиболее заметно они различаются по потребности в фосфоре и количеству новообразованного органического вещества на потребленную единицу фосфора ($C_{acc.}/P_{acc.}$). Соотношением между ассимиляцией углерода и содержанием хлорофилла характеризуется группа A_2: ее продуктивность выше среднего уровня суточной продукции. Потреблением фосфора на единицу хлорофилла подтверждается чрезвычайно большая потребность в этом элементе видов группы A_2. Конкурентоспособность группы A_3 в планктонной сукцессии обеспечивается устойчивостью к неблагоприятным погодным условиям. Этот же показатель иллюстрирует слабую сторону видов группы A_2.

Анализ погодных ситуаций на Ладожском оз., выполненный на основании ряда многолетних наблюдений (Тержевик, 1992; Тержевик и др., 1992), показывает, как велики различия в длительности периодов, благоприятных для развития водорослей групп A_2 и A_3. Продолжительность биологического лета (периода со средней температурой воды в эпилимнионе выше +10 °С) в районах

ТАБЛИЦА 2

Функциональные характеристики экологических групп фитопланктона Ладожского оз.

Группы фито-планктона	Основные компоненты	Средние значения параметров						
		1	2	3	4	5	6	7
A_1	*Aulacosira* *Aulacosira—Diatoma*	274	5.8	47	121	2.4	6—8	60—70
A_2	*Microcystis* *Oscillatoria*	277	20.3	14	268	13.4	16—20	90—100
A_3	*Aphanizomenon* *Woronichinia* *Tribonema*	230	6.4	36	136	3.0	10—16	20—40

Примечание. Параметры: 1 — суточная продукция, мкгС/л; 2 — суточная ассимиляция фосфора, мкгР/л; 3 — C_{acc}/P_{acc}; 4 — C_{acc}/Chl «a»; 5 — P_{acc}/Chl «a»; 6 — оптимальная температура воды в период развития, °С; 7 — снижение продукции при ветре >10 м/с, %.

с глубинами менее 50 м составляет 87—135 дней. В среднемноголетний по метеорологическим условиям года она равна 109 дням. В глубоководных частях акватории длительность лета 42—102 дня, в средний год — 66 дней. Период прогрева эпилимниона выше +16 °С, благоприятный для планктона A_2, гораздо короче. В мелководной части он длится от 7 до 79 дней, в средний год — 24 дня. В глубоководных районах такие температурные условия наблюдаются только в самые теплые годы в течение всего 2—5 дней.

Как показали приводившиеся ранее расчеты (Антонов, 1992; Маслевцова, 1992; Петрова, 1992), внутренний круговорот фосфора в Ладожском оз. происходит в основном за счет потребления этого элемента бактериями и фитопланктоном, с одной стороны, и его регенерации бактериями — с другой. Бактериальное потребление особенно велико, так как идет во всей водной массе озера круглосуточно и круглогодично. Фитопланктон потребляет фосфор в течение вегетационного периода только в пределах трофогенного слоя, в темное время суток это потребление составляет примерно треть от дневного. Чем выше продуктивность фитопланктона, тем больше и бактериальная деструкция новообразованного органического вещества, следовательно, напряженность круговорота фосфора в экосистеме по мере развития процесса евтрофирования должна возрастать. Меньшие затраты фосфора на единицу продукции дают дополнительные преимущества видам групп A_1 и A_3 в условиях возросшего за счет функционирования всей биоты темпа круговорота фосфора в озерной системе. По экспериментальным данным, время обращения биологически доступного для водорослей фосфора в Ладожском оз. составляет от 9 (комплекс *Microcystis*) до 126 ч (комплекс *Aulacosira*). В среднем по озеру для весеннего планктона A_1 эта величина равна 4 сут, для летнего A_2 — 2 сут. Высокая оборачиваемость фосфора, близкая к 1 сут, отмечается и в период развития планктона A_3. Это объясняется, вероятно, меньшими концентрациями фосфатов в эпилимнионе глубоководных районов акватории, где преобладает планктон группы A_3. Ретроспективный расчет (Vollenweider et al., 1980; Тержевик и др., 1992) величины первичной продукции для олиготрофного периода и возможного при олиготрофном составе планктона круговорота фосфора за счет потребления его водорослями показывает, что биологически доступной фракции этого элемента должно было хватать на 25 сут. Этим подтверждается предположение об увеличении напряженности внутреннего круговорота фосфора при повышении трофического статуса экосистемы.

В процессе бактериальной деструкции лишь часть фосфора минерализуется до форм, доступных для потребления фитопланктоном. Значительный запас

его формируется в виде консервативного растворенного органического вещества (РОВ) озерной водной массы и детрита. Увеличение содержания РОВ по мере развития антропогенного евтрофирования Ладоги и перехода озера в мезотрофное состояние, как и увеличение количества взвесей и скорости осадконакопления (Трегубова, Кулиш, 1992; Ульянова, 1992; Юдин, 1992), является частью процесса саморегулирования озерной экосистемы. Совокупность этих процессов приводит к постепенному снижению концентрации фосфора в озерной воде, несмотря на сохраняющуюся высокую внешнюю фосфорную нагрузку на озеро (табл. 1).

В комплексе всех процессов трансформации экосистемы большого холодноводного озера сукцессия фитопланктона играет важную роль. Развитие высокопродуктивных видов евтрофных озер оказывается недостаточным и неустойчивым в этих гидрологических условиях. В связи с появлением в массе традиционных доминантов значительно повышается уровень первичной продукции, что способствует восстановлению равновесия между обеспеченностью фосфором и продуктивностью водоема. Очевидно, что, учитывая этот фактор при математическом моделировании изменения экосистемы евтрофирующегося большого озера умеренной зоны, можно внести значительные уточнения в прогностические расчеты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов С. Е. Потребление фосфора фитопланктоном Ладожского озера в 1988—1989 гг. // Ладожское озеро — критерии состояния экосистемы. СПб, 1992. С. 93—95.

Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982. 304 с.

Астраханцев Г. П., Егорова Н. Б., Руховец Л. А. Моделирование течений и термического режима Ладожского озера. Л., 1988. 44 с.

Ладожское озеро — критерии состояния экосистемы. СПб, 1992. 325 с.

Леонов А. В., Остапенко М. М., Лаптева Е. Н. Математическое моделирование процессов трансформации органического вещества и соединений биогенных элементов в водной среде: предварительный анализ условий функционирования экосистемы Ладожского озера // Водные ресурсы. 1991. № 1. С. 51—72.

Маслевцова Т. Н. Потребление фосфора бактериопланктоном Ладожского озера // Ладожское озеро — критерии состояния экосистемы. СПб, 1992. С. 87—93.

Меншуткин В. В., Воробьева О. Н. Модель экологической системы Ладожского озера // Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л., 1987. С. 187—200.

Петрова Н. А. Фитопланктон Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л., 1968. С. 73—130.

Петрова Н. А. Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л., 1990. 198 с.

Петрова Н. А. Оборачиваемость фосфора в озерной экосистеме // Ладожское озеро — критерии состояния экосистемы. СПб, 1992. С. 251—256.

Петрова Н. А., Антонов С. Е., Протопопова Е. В. Структурные и функциональные характеристики фитопланктона // Там же. С. 119—145.

Петрова Н. А., Гусаков Б. Л., Стравинская Е. А. Особенности антропогенного эвтрофирования больших глубоких озер // Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л., 1987. С. 6—11.

Расплетина Г. Ф. Обеспеченность озерной экосистемы фосфором // Ладожское озеро — критерии состояния экосистемы. СПб, 1992. С. 74—86.

Тержевик А. Ю. Простейшая имитационная модель погодных условий над Ладожским озером // Там же. С. 41—46.

Тержевик А. Ю., Петрова Н. А., Гусаков Б. Л. Анализ возможности возникновения критических ситуаций в экосистеме озера // Там же. С. 257—265.

Трегубова Т. М., Кулиш Т. П. Формирование запаса органического вещества в озере // Там же. С. 219—239.

Ульянова Д. С. Седиментация фосфора и сестона в воде разнотипных заливов Ладожского озера // Там же. С. 101—108.

Юдин Е. А. Режим распределения взвесей в озере // Там же. С. 67—73.

Astrakhantsev G. P., Yegorova N. B., Menshutkin V. V. et al. Mathematical model for the investigation of the response of Lake Ladoga ecosystem under the phosphorus loading // I Int. Lake Ladoga Sump. «Ecological problems of Lake Ladoga». Russia, St. Petersburg, 1993. P. 52.

Gutelmacher B. L., Petrova N. A. Phosphorus and carbon assimilation of the individual species of algae in Ladoga Lake // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1982. Bd 67. H. 6. S. 837—844.

The phosphorus management strategies for lakes. Ann. Arbor, 1980. 310 p.

Vollenweider R. A., Rast W., Kerekes Y. The phosphorus loading concept to eutrophication research // The phosphorus management strategies for lakes. Ann. Arbor, 1980. P. 207—234.

Институт озероведения РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 IV 1994

SUMMARY

The phytoplankton of Lake Ladoga was subdivided on three groups according to individual requirements of phosphorus, primary productivity and $C_{ass}/P_{ass.}$ rate of algae. These groups play a decisive role in the phytoplankton succession associated with eutrophication process. Some ecological characteristics of groups are given. Phytoplankton succession in the eutrophication process is a cause of many consecutive reactions in lake ecosystem. Especially it takes full advantage of phosphorus by algae and the establishment of equilibrium between the phosphorus loading and primary production in the lake. The suggested classification of ecological algae groups allows to describe the phytoplankton succession associated with eutrophication process in the mathematical model of Lake Ladoga ecosystem.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4 : 582.949.1

М. Р. Колалите

ДИНАМИКА УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ПЕЛЬТАТНЫХ ЖЕЛЕЗОК У *NEPETA CATARIA* И *DRACOCEPHALUM MOLDAVICA* (*LAMIACEAE*) В СВЯЗИ С СИНТЕЗОМ ИМИ ТЕРПЕНОВ

M. R. KOLALYTE. DYNAMICS OF ULTRASTRUCTURE OF PELTATE GLANDS IN *NEPETA CATARIA* AND *DRACOCEPHALUM MOLDAVICA* (*LAMIACEAE*) IN CONNECTION WITH TERPENE BIOSYNTHESIS

Онтогенез пельтатных железок у *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* включает в себя стадию деления с меристематическими чертами ультраструктуры, стадии секреции и старения. В секреторных клетках пельтатных железок у обоих изученных видов обнаружены гипертрофированный лейкопластидом и хорошо развитый агранулярный эндоплазматический ретикулум (АЭР). В секреторных клетках *D. moldavica* присутствуют также гранулярный эндоплазматический ретикулум и особый тип ассоциации трубочек АЭР. У лейкопластов *N. cataria* имеется ретикулярный футляр. Аккумуляция терпенов происходит в субкутикулярной полости.

Одной из важных отличительных особенностей представителей сем. *Lamiaceae* Lindl. является наличие трихом различных типов, покрывающих практически все их надземные органы (Metcalfe, Chalk, 1950; Fahn, 1979, 1988). С деятельностью железистых трихом связан биосинтез эфирных масел, благодаря которым многие губоцветные являются ценным сырьем для получения лекарственных препаратов, используются в пищевой и парфюмерно-косметической промышленности.

Еще в XIX в. было установлено, что летучая фракция эфирных масел состоит из ряда углеводородов, получивших название терпенов (Гудвин, Мерсер, 1986). Исследования с использованием газовой хроматографии показали, что многие железистые трихомы губоцветных содержат монотерпены (Pfab et al., 1980; Croteau, Johnson, 1985; Werker et al., 1985).

Развитие железистых трихом губоцветных и динамика их ультраструктуры изучены у очень небольшого числа видов. В литературе имеются сведения, касающиеся становления тонкой структуры железок у *Origanum dictamnus* L. (Bosabalidis, Tsekos, 1982), *Perilla ocymoides* L. (Данилова, Кашина, 1987). Гораздо больше сведений о зрелых терпеноидогенных клетках как у железок губоцветных, так и у секреторных структур, характерных для представителей других семейств высших растений, секретирующих терпены, например, смоляных ходов у видов родов *Pinus* (Bernard-Dagan et al., 1979, 1982; Carde, Bernard-Dagan, 1982; Cheniclet, 1987, и др.), у *Heracleum* sp., *Aegopodium podagraria* L. (Васильев, 1977), железок у *Humulus lupulus* L. (Oliveira, Pais, 1988, 1990) и др. Однако их трудно сравнивать, так как в качестве зрелых описываются клетки, различающиеся по функциональному состоянию. В целом постадийный подход к изучению терпеноидогенных структур используется редко. Крайне мало сведений об ультраструктуре терпеноидогенных клеток на ранних стадиях развития.

Цель данной работы — изучение эфиромасличных железок у *Nepeta cataria* L. и *Dracocephalum moldavica* L., железистые трихомы которых характерны

для всего семейства губоцветных (Буданцев, Колалите, 1988), и выделение стадий становления их ультраструктуры.

Материал и методика

Объектом исследования служили листья *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica*. Материал выращивали в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург) и на делянках опорного пункта БИН в г. Пятигорске.

Листья и почки разного возраста фиксировали смесью 2.5%-го раствора глутарового альдегида на 0.1 *М* фосфатном буфере в смеси с 10%-м раствором формальдегида на дистиллированной воде в течение 4 ч при комнатной температуре с постфиксацией 2%-м раствором OsO_4. После обезвоживания в серии спиртов и ацетоне материал заливали в смесь эпона с аралдитом. Электронно-микроскопические наблюдения и съемку вели на трансмиссионном электронном микроскопе JEM-7A.

Для изучения поверхности листовой пластинки фиксацию проводили 2.5%-м раствором глутарового альдегида с последующим обезвоживанием, высушивали и напыляли золотом. Наблюдения и съемку вели на сканирующем электронном микроскопе JSM-35.

Результаты исследования

На поверхности листьев *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* располагаются три типа трихом — нежелезистые, кроющие, головчатые железистые волоски и пельтатные железки. Кроющие и головчатые волоски появляются уже у зачатков листьев размером не более 0.5 мм, пельтатные железки появляются на листьях размером около 0.5 мм в дл. С помощью сканирующего электронного микроскопа железки можно различить начиная со 2-го или 3-го зачатка листа на абаксиальной стороне. На 4-м или 5-м от апекса листе, достигающем 0.5—1 мм в дл., значительную часть листовой пластинки с абаксиальной стороны занимают пельтатные железки разного размера.

На листьях, закончивших рост растяжением, железки достигают 70—75 мкм в диам. у *N. cataria* и 90—95 мкм в диам. у *D. moldavica*. Они встречаются в основном на абаксиальной стороне листа, а на адаксиальной — единично. Как правило, они не образуются по жилкам и в большинстве случаев находятся в углублениях листа. Головки железок покрыты кутикулой, в которой не обнаруживается пор или разрывов (табл. I, *1*). При рассмотрении под бинокулярной лупой обнаружено, что живые железки имеют желтоватый цвет, секреция через кутикулу не наблюдалась. При повреждении кутикулы под ней открываются 4—6 центральных и 12—18 периферических клеток (табл. I, *2*).

Исследование особенностей ультраструктуры пельтатных железок показало, что с момента закладки инициальной клетки и до старения железки входящие в ее состав клетки претерпевают ряд изменений. Мы выделяем три последовательные стадии жизнедеятельности железок — деления, секреции и старения.

С т а д и я д е л е н и я. Морфогенез пельтатных железок включает в себя от момента появления инициальной клетки два периклинальных деления, в результате которых образуются базальная клетка, клетка-ножка и материнская клетка головки (рис. 1).

До окончания делений клетки железок у обоих изученных видов имеют сходную ультраструктуру (табл. I, *3*). Клетки головки мало вакуолизированы, в расположении органелл не наблюдается полярности. Митохондрии округлые, пластиды представлены 3—5 лейкопластами на срез клетки с небольшим количеством пластидного ретикулума. Эндоплазматический ретикулум состоит

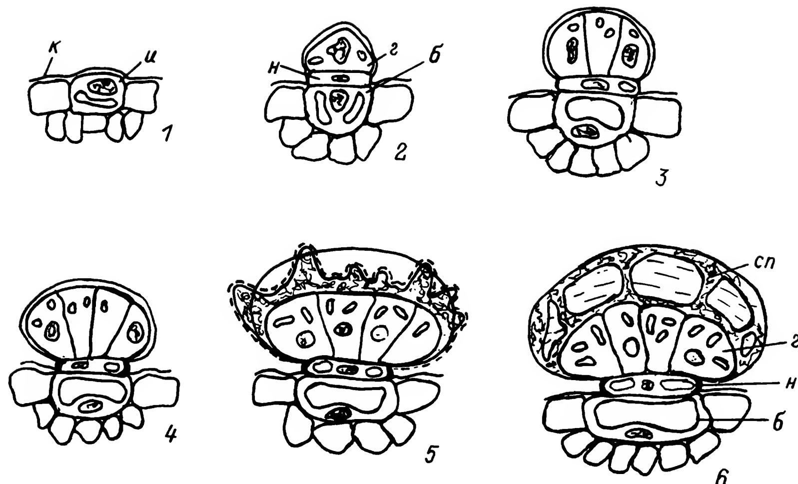


Рис. 1. Формирование пельтатных железок *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica*.

1 — инициальная клетка; *2* — периклинальные деления; *3, 4* — антиклинальные деления; *5* — начало образования субкутикулярной полости; *6* — железка на стадии активной секреции. *б* — базальная клетка, *г* — головка, *и* — инициальная клетка, *к* — кутикула, *н* — ножка, *сп* — субкутикулярная полость.

из одиночных гранулярных цистерн (ГЭР) и небольшого количества агранулярных трубочек (АЭР). Аппарат Гольджи находится в умеренно активном состоянии. Кутикула, покрывающая головку, не имеет разрывов. Ее толщина к концу стадии деления достигает 0.18 мкм, что сравнимо с толщиной клеточной стенки.

Клетка-ножка содержит мелкие митохондрии и пластиды, занимающие пристенное положение, цистерны ГЭР и небольшое количество трубочек АЭР. Латеральные клеточные стенки кутинизированы на всю толщину. Базальная клетка имеет 1—2 крупные вакуоли, цитоплазма занимает пристенное положение.

Постмеристематические ультраструктурные изменения у обоих изученных видов происходят в основном в клетках головки. С началом специализации в их тонкой структуре наблюдаются значительные различия.

Стадия секреции. В расположении органелл клеток головки *N. cataria* наблюдается полярность: митохондрии расположены в основном в апикальной части клетки, в то время как базальная занята многочисленными лейкопластами. Вся цитоплазма секреторных клеток заполнена извилистыми трубками АЭР, образующими густую сеть, заполняющую все свободное пространство между органеллами (табл. I, *4*). Местами они несут группы из 3—6 рибосом.

Ядро занимает центральное положение, в нем выявляются глыбки конденсированного хроматина. Аппарат Гольджи не активен. Хондриом представлен большим количеством митохондрий округлой или овальной формы, с хорошо развитой системой узких крист.

Пластидом состоит из многочисленных лейкопластов, имеющих в большинстве случаев характерную форму. На поперечном срезе они выявляются как концентрические круги, иногда бывают округлыми или эллипсоидальными, с чашевидными инвагинациями и без них. Их строма плотная, гомогенная, содержит редкие прозрачные трубки и пластоглобулы (табл. I, *5*).

Пластиды у *Nepeta cataria* своеобразно связаны с АЭР. Эта связь выражается в том, что элементы АЭР лежат вдоль пластидной оболочки. На поперечных срезах они выявляются как округлые профили (табл. I, *5*, стрелки), а на скользящих — как параллельные друг другу трубочки, возможно, непрерывные

с ретикулярными элементами цитоплазмы. Образованный таким образом ретикулярный футляр характерен для всех пластид клеток головки. Составляющие его трубочки лишены рибосом. Анастомозы ретикулярного футляра и наружной мембраны оболочки пластид не обнаружены.

Кутикула над головкой отделяется от клеточной стенки, при этом пектиновый слой отходит вместе с ней. В образовавшейся небольшой субкутикулярной полости равномерно распределяется вещество фибриллярной структуры.

У *Dracocephalum moldavica* в клетках головки в начале стадии секреции увеличивается число лейкопластов и митохондрий, а также элементов эндоплазматического ретикулума. При этом хорошо развит не только АЭР, но и ГЭР. В клетках наблюдается полярность, аналогичная описанной для *Nepeta cataria.*

Наиболее характерной особенностью ультраструктуры является гипертрофированный лейкопластидом, представленный лейкопластами округлой, овальной или сильно вытянутой формы. Чашевидные инвагинации в них встречаются крайне редко. В них имеются кристаллы, как правило, четырехугольной формы (табл. II, *1*). Эндоплазматический ретикулум представлен трубочками АЭР, хорошо фиксирующимися только одним OsO_4 (табл. II, *2*), и цистернами ГЭР, как одиночными, так и лежащими параллельно друг другу и образующими таким образом участки эргастоплазмы (табл. II, *1*).

Взаимодействия каких-либо элементов ретикулума и лейкопластов путем образования футляров не происходит, однако мы наблюдали точечные контакты внешней мембраны оболочки пластид с мембранами ГЭР, вероятно, временные. Пластиды часто находятся в непосредственной близости от митохондрий и вакуолей; возможно, они образуют временные контакты по типу щелевых.

В межмембранном пространстве оболочки митохондрий, лейкопластов, ядерной оболочки, а также в цистернах ГЭР выявляется электронно-плотное вещество — по-видимому, зафиксированные терпены (табл. II, *1*).

Кроме того, в цитоплазме секреторных клеток *Dracocephalum moldavica* встречаются своеобразные структуры, напоминающие небольшие вакуоли (около 0.15 мкм в диам.). Они окружены радиально расходящимися трубочками, примерно в 1.5—2 раза более тонкими, чем элементы АЭР, анастомозирующими с мембраной этих структур и переходящими непосредственно в ретикулярные элементы цитоплазмы (табл. II, *3*). На начальных фазах данной стадии содержимое этих структур прозрачное, впоследствии в них появляется осмиофильное вещество, по плотности аналогичное содержимому межмембранного пространства оболочки органелл. Чаще всего эти структуры встречаются в апикальной части головки. Они характерны только для железок *D. moldavica.*

В период максимальной секреции клетки головки у обоих изученных видов характеризуются наличием крупной субкутикулярной полости, в которой выявляется не только фибриллярное вещество, но и плотные глобулы. Общая плотность цитоплазмы повышается. В клетках увеличивается количество вакуолей. Их содержимое выявляется в виде электронно-плотных капель, приуроченных к тонопласту, а также небольшого количества фибриллярного вещества, распределенного по всему объему вакуолей (табл. II, *4*).

Аккумуляция терпенов происходит в субкутикулярной полости. Выход эфирных масел из последней имеет место лишь при ее механическом повреждении, хотя частично они, вероятно, могут проникать на поверхность через пектиновые фибриллы кутикулы.

Клетка-ножка железок *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* на стадии секреции вакуолизирована больше, чем клетки головки. Характерной чертой ее ультраструктуры являются лейкопласты округлой формы, лишенные крахмала, имеющие плотную гомогенную строму и большое количество пластоглобул. Латеральная стенка кутинизирована и представляет собой подобие пояска Каспари клеток эндодермы корня (табл. II, *5*).

Бóльшая часть базальной клетки у обоих видов занята вакуолью. В пристенном слое цитоплазмы лежат длинные одиночные цистерны ГЭР, мелкие митохондрии и диктиосомы.

Стадия старения. У обоих изученных видов на данной стадии сильно увеличивается электронная плотность содержимого клеток головки и ножки. По всему периметру клеток головки располагаются участки периплазматического пространства, в которых лежат осмиофильные глобулы. Мембраны органелл приобретают негативный контраст. Базальная клетка не претерпевает существенных изменений.

Обсуждение

Анализ электронно-микроскопических данных показал, что ультраструктуры пельтатных железок *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* имеют сходные черты и немало различий. Основные характеристики секреторных клеток пельтатных железок у изученных нами видов в целом схожи с таковыми, отмеченными для терпеноидогенных клеток у *Mentha piperita* L. (Amelunxen, 1965), *Inula viscosa* (L.) Ait. (Werker, Fahn, 1981), *Pinus maritima* (Carde, Bernard-Dagan, 1982), *Heracleum* sp. (Васильев, 1977), *Origanum dictamnus* (Bosabalidis, Tsekos, 1982), *Dracocephalum foetidum* Bunge и *D. scrobiculatum* Regel (Шаварда и др., 1990), *Origanum vulgare* L. (Werker et al., 1985), *Citrus sinensis* (Perez et al., 1990) и др.

Постмеристематические изменения в пельтатных железках в наибольшей степени затрагивают клетки головки. При специализации у обоих изученных видов происходит пролиферация двух основных органелл — эндоплазматического ретикулума и пластид.

В отличие от клеток головки в клетке-ножке и базальной клетке у обоих изученных видов не наблюдалось пролиферации эндоплазматического ретикулума или пластид, что свидетельствует об отсутствии в них активных секреторных процессов.

Переход к стадии секреции и синтезу эфирных масел у обоих изученных видов осуществляется после завершения делений секреторных клеток. Появляющиеся в связи с этим специфические черты тонкой структуры для каждого из исследованных видов показаны на рис. 2.

Как у *Nepeta cataria*, так и у *Dracocephalum moldavica* на стадии секреции в клетках головки значительно увеличивается количество лейкопластов. При этом изменяются их форма и внутренняя структура.

По литературным данным (Васильев, 1970; Heinrich, 1970; Charon et al., 1987), гипертрофированный лейкопластидом характерен для терпеноидогенных клеток растений. Исследования ряда авторов показали, что существует связь между присутствием в секреторных клетках лейкопластов и синтезом терпенов (Gleizes et al., 1982).

По данным некоторых авторов (Carde et al., 1982; Cheniclet, Carde, 1985; Perez et al., 1990), присутствие гипертрофированного лейкопластидома связано с синтезом монотерпенового компонента эфирных масел. Последний составляет значительную часть терпенов у *Nepeta cataria* (Супрунов и др., 1972) и у *Dracocephalum moldavica* (Кубрак, Жуматий, 1970; Бодруг, 1981; Буданцев, Шаварда, 1986).

Многие авторы (Dumas, 1973c; Васильев, 1977; Bosabalidis, Tsekos, 1982; Bernard-Dagan et al., 1982; Carde, Bernard-Dagan, 1982) отмечали взаимодействие лейкопластов и эндоплазматического ретикулума путем образования ретикулярных футляров. Такие футляры мы наблюдали только у *Nepeta cataria.*

На стадии секреции в клетках головки у обоих изученных нами видов возрастает роль АЭР. Развитие сети агранулярных трубочек в зрелых терпе-

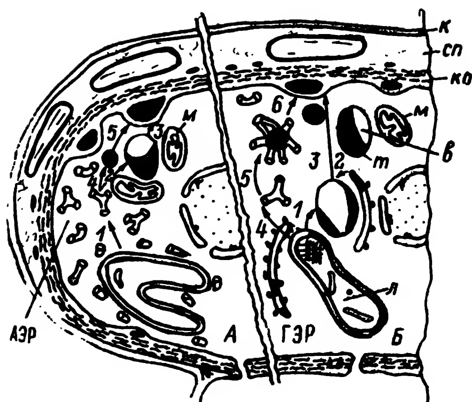


Рис. 2. Взаимодействие органелл в ходе синтеза и транспорта терпенов в секреторных клетках эфиромасличных железок *Nepeta cataria* (*A*) и *Dracocephalum moldavica* (*Б*).

Схема основана на электронных микрофотографиях. АЭР — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *в* — вакуоль, ГЭР — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *к* — кутикула, *ко* — клеточная оболочка, *л* — лейкопласт, *м* — митохондрия, *сп* — субкутикулярная полость, *т* — терпены. Пояснения к стрелкам даны в тексте.

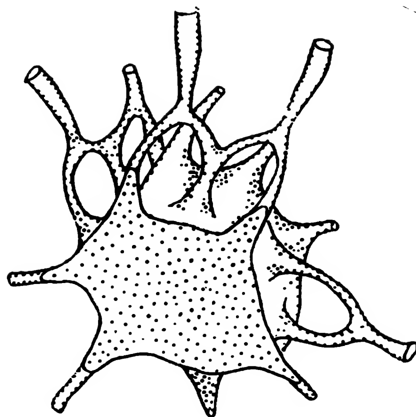


Рис. 3. Ассоциация агранулярных трубочек в секреторных клетках *Dracocephalum moldavica* (дендриоль).

ноидогенных клетках растений отмечалось рядом авторов (Amelunxen, Arbeiter, 1969; Schnepf, 1969, 1972, 1974; Васильев, 1969, 1977; Данилова, Кашина, 1987, и др.).

А. Е. Васильев считает, что АЭР играет важную роль в синтезе терпенов у растений, а его количество отражает интенсивность секреторных процессов в клетке (Васильев, 1969, 1977), а также участвует в образовании вакуолей путем локального расширения его элементов (Васильев, 1969).

Участие ретикулума, как гранулярного, так и агранулярного, в синтезе и секреции терпенов отмечалось рядом авторов (Васильев, 1969, 1977; Fahn, 1979; Carde et al., 1982, и др.). Группой французских исследователей (Carde et al., 1982) в результате сравнительного анализа ультраструктуры секреторных клеток и компонентного анализа эфирных масел приблизительно у 150 видов цветковых растений была обнаружена связь между наличием в клетках ГЭР и синтезом ими сесквитерпенов, а также присутствием развитого АЭР и преобладанием в секрете окисленных компонентов.

У обоих изученных нами видов эндоплазматический ретикулум в секреторных клетках так или иначе ассоциирован с лейкопластидомом. У *Nepeta cataria* эта связь выражается в образовании ретикулярных обкладок. У *Dracocephalum moldavica* обнаружена связь ГЭР с оболочкой пластид. Эти данные согласуются с сообщениями, касающимися различных растений. Так, у *Origanum dictamnus* (Bosabalidis, Tsekos, 1982), *Humulus lupulus* (Oliveira, Pais, 1988, 1990), *Forsythia intermedia* L. (Dumas, 1973d) была описана связь пластидного футляра с цистернами ГЭР, а у *Aesculus hippocastanum* L. (Charriere-Ladreix, 1975), *Pinus maritima* (Carde, Bernard-Dagan, 1982; Cheniclet, 1987), *Citrus deliciosa* Ten. (Bosabalidis, Tsekos, 1985), *Artemisia campestris* L. (Alscensao, Pais, 1988) отмечена связь пластид с элементами ГЭР. Такая связь, по-видимому, отражает функциональное взаимодействие между эндоплазматическим ретикулумом и пластидами в ходе синтеза и секреции терпенов и свидетельствует о включении ретикулума в синтез и(или) транспорт терпенов.

У *Dracocephalum moldavica* в секреторных клетках наблюдались структуры, образованные путем многочисленных анастомозов трубочек АЭР. Схематически эти образования показаны на рис. 3. В дальнейшем мы будем называть их дендриолями. Дендриоли состоят из мелких трубочек — дендритов, отходящих от вакуольки, расположенной в центре этой системы. Они связаны как с сетью АЭР, так и, видимо, с цистернами ГЭР. Многочисленные разветвления, образуемые трубочками, увеличивают площадь мембран. Подобные мембранные структуры были найдены у *D. foetidum*, но в головчатых волосках (Телепова, 1990). По мнению этого автора, такие структуры являются результатом специализированного изменения ретикулума в терпеноидогенных клетках. Мы разделяем эту точку зрения и предполагаем, что эта структура в пельтатных железках *D. moldavica* может выполнять двоякую роль: во-первых, транспорт терпенов к плазмалемме, основанием чего являются данные о транспортной роли АЭР (Bernard-Dagan et al., 1979), и, во-вторых, модификацию секрета. Поскольку секрет у *Dracocephalum moldavica* состоит преимущественно из цитраля, представляющего собой альдегидпроизводное спирта гераниола (Буданцев, Шаварда, 1986; Шаварда и др., 1990; Telepova et al., 1992), можно предположить, что на мембранах дендриолей происходит окисление гераниола. В пользу этого предположения свидетельствует и то, что, по данным, полученным для животных клеток, в мембранах АЭР находятся ферменты, отвечающие за окислительные процессы (Албертс и др., 1986). Так, например, в трубочках АЭР печени животных происходит окисление ксенобиотиков, в том числе и терпенов. Кроме того, в литературе имеются указания на связь между наличием АЭР в секреторных клетках растений и преобладанием в их секрете окисленных компонентов (Carde et al., 1982).

Наличие у *Dracocephalum moldavica* сложного высокоспециализированного секреторного аппарата, включающего в себя больше клеточных компартментов, чем у *Nepeta cataria*, обеспечивает более целенаправленный синтез терпенов, выражающийся в том, что в отличие от вида *N. cataria*, выделяющего множество различных соединений, *D. moldavica* вырабатывает главным образом специфические альдегиды, в частности гераниаль (Шаварда и др., 1990; Telepova et al., 1992).

Роль АЭР в транспорте терпенов обсуждалась рядом авторов (Dumas, 1973a, b; Bernard-Dagan et al., 1979, 1982; Joubert, Coetzee, 1986). По мнению C. Dumas (1973a), секреторные гранулы могут накапливаться в вакуолях, тесно связанных с элементами АЭР. Накопление терпенов в вакуолях в виде плотных капель на внутренней стороне тонопласта, подобных тем, которые мы наблюдали у обоих исследованных видов, отмечено также для терпеноидогенных клеток *Forsythia intermedia* (Dumas, 1973a, b), *Beyeria viscosa* (Dell, McComb, 1974), *Origanum dictamnus* (Bosabalidis, Tsekos, 1982).

Терпены в клетках головки у железок *Nepeta cataria* выявляются в виде осмиофильных капель в вакуолях, а у *Dracocephalum moldavica* — еще и в межмембранном пространстве большинства органелл. О том, что эти капли действительно являются терпенами, свидетельствуют аналогичные литературные данные (Dumas, 1973a; Dell, McComb, 1975; Васильев, 1977; Carde, Bernard-Dagan, 1982, и др.), наличие подобных включений в субкутикулярной полости и отсутствие такого большого количества осмиофильных включений при фиксации только OsO_4. Специфическое выявление терпенов с помощью этой фиксации было отмечено Васильевым (Vassilyev, 1977).

Внутриклеточный транспорт у *Nepeta cataria* может осуществляться по следующим основным направлениям (рис. 2, *а*, стрелки). Из чашевидных лейкопластов и ретикулярной обкладки секрет следует в трубочки АЭР (*1*), а затем в вакуоли, которые образуются в местах расширения цистерн АЭР (*2*), где он накапливается в течение некоторого времени с последующим выведением путем

экзоцитоза (*3*), или в более мелкие вакуоли (*4*) и сразу выводится из клетки таким же путем (*5*).

У *Dracocephalum moldavica* возможно существование двух путей внутриклеточного транспорта. Они показаны на рис. 2, *б*. В первом случае секрет поступает в вакуоли из пластид (*1*) и ГЭР (*2*) в местах точечных контактов и выводится наружу путем экзоцитоза (*3*). Во втором случае терпены, образовавшиеся в лейкопластах, через ГЭР и АЭР (*4*) поступают в дендриоли (*5*). Их содержимое выходит за пределы клетки путем экзоцитоза (*6*).

Возможно, при старении секреторных клеток проницаемость тонопласта повышается, он частично теряет свои барьерные функции, содержимое выходит за пределы вакуолей, что может быть причиной повышения общей плотности цитоплазмы клеток головки.

При образовании субкутикулярной полости в железках у обоих изученных видов кутикула отделяется от клеточной стенки вместе с пектиновым слоем. Предыдущие исследования организации и механизмов образования субкутикулярной полости у терпеноидогенных железок показали, что секреторные продукты накапливаются между клеточной стенкой и поднявшейся под давлением секрета кутикулой (Schnepf, 1969; Dell, McComb, 1975), часть клеточной оболочки иногда отходит вместе с кутикулой (Eun-Soo Kim, Mahelberg, 1991). Таким образом, субкутикулярная полость у железок может образовываться разными путями.

Анализ литературных данных и собственные наблюдения свидетельствуют о том, что для секреторных клеток эфиромасличных железок *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* характерна взаимосвязь органелл в ходе синтеза и секреции терпенов. Процессы синтеза, модификации и экскреции терпенов связывают все клеточные компартменты в единую систему, которая обеспечивает оптимальное течение внутриклеточных процессов.

Выводы

1. Мы выделяем три последовательные стадии жизнедеятельности пельтатных железок *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* — деления, секреции и старения.

2. В секреторных клетках железок *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* преобладающими компонентами являются лейкопласты, которые, вероятно, принимают активное участие в синтезе терпенов. Лейкопласты у *Nepeta cataria* имеют ретикулярный футляр. У *Dracocephalum moldavica* связь пластид с эндоплазматическим ретикулумом может осуществляться путем образования временных мембранных контактов.

3. Внутриклеточный транспорт терпенов, по-видимому, происходит через эндоплазматический ретикулум. У *D. moldavica* в трубочках гладкого ретикулума (дендриолях) может осуществляться окисление терпенов. Внутриклеточное накопление терпенов происходит в вакуолях. Накопление терпенов вне клетки происходит в субкутикулярной полости.

В заключение приношу искреннюю и глубокую благодарность моему научному руководителю профессору А. Е. Васильеву за постояннсе внимание к этой работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Албертс Б., Брей Д., Льюис Д. и др. Молекулярная биология клетки. Т. 2. М., 1986. 313 с.

Бодруг М. В. Дикорастущие эфиромасличные растения Молдавии. Кишинев, 1981. 142 с.

Буданцев А. Л., Колалите М. Р. Особенности опушения некоторых видов рода *Dracocephalum* L. // Ультраструктура растений. Тез. докл. 6 Всесоюз. симп. Киев, 1988. С. 53.

Буданцев А. Л., Шаварда А. Л. Химический состав и полезные свойства видов рода *Dracocephalum* L. флоры СССР. Сообщ. 1 // Раст. ресурсы. 1986. Т. 22. Вып. 4. С. 550—561.

Васильев А. Е. Особенности эндоплазматического ретикулума в выделительных клетках борщевика // Цитология. 1969. Т. 11. № 3. С. 298—307.

Васильев А. Е. О локализации синтеза терпеноидов в растительной клетке // Раст. ресурсы. 1970. Т. 6. Вып. 1. С. 29—45.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений Л., 1977. 208 с.

Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. Т. 2. М., 1986. 308 с.

Данилова М. Ф., Кашина Т. К. Ультраструктура железистых чешуек *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) в связи с их возможным участием в синтезе стероидных гормонов и гиббереллинов // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 427—435.

Кубрак М. Н., Жуматий Л. И. Динамика накопления и превращения эфирного масла змееголовника молдавского // Тез. докл. 2 Симп. «Актуальные проблемы изучения эфиромасличных растений и эфирных масел». Симферополь, 1970. С. 97—98.

Супрунов Н. И., Горовой П. Г., Пайков Ю. А. Эфиромасличные растения Дальнего Востока. Новосибирск, 1972. 188 с.

Телепова М. Н. Новый тип ассоциации агранулярного эндоплазматического ретикулума // Тез. докл. IV Респ. конф. «Электронная микроскопия и современная технология». Кишинев, 1990. С. 50.

Шаварда А. Л., Телепова М. Н., Буданцев А. Л. Сравнительное изучение состава эфирных масел и ультраструктуры железистых волосков листа у некоторых видов рода *Dracocephalum* L. // Раст. ресурсы. 1990. Т. 26. Вып. 3. С. 352—362.

Alscensao L., Pais M. S. Ultrastructure and histochemistry of secretory ducts in *Artemisia campestris* subsp. *maritima* (*Compositae*) // Nord. J. Bot. 1988. Vol. 8. N 3. P. 283—292.

Amelunxen F. Elektronenmicroskopische Untersuchungen an den Drüsenchuppen von *Mentha piperita* // Planta Medica. 1965. Bd 13. H. 4. S. 457—473.

Amelunxen F., Arbeiter H. Untersuchungen an den Drüsenhaaren von *Cleome spinosa* L. // Z. Pflanzenphysiol. 1969. Bd 61. H. 1. S. 73—80.

Bernard-Dagan C., Carde J.-P., Gleizes M. Étude des composés terpéniques au cours de la croissance des aiquilles du Pin maritime // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. P. 255—263.

Bernard-Dagan C., Pauly G., Marpeau A. et al. Control and compartmentation of terpene biosynthesis in leaves of *Pinus pinaster* // Physiol. veg. 1982. Vol. 20. N 4. P. 775—795.

Bosabalidis A. M., Tsekos T. Glandular scale development and essential oil secretion in *Origanum dictamnus* L. // Planta. 1982. Vol. 56. N 6. P. 496—504.

Bosabalidis A. M., Tsekos T. Ultrastructure and essential oil secretion in the oil glands of the fruit peel of mandarin (*Citrus deliciosa* Ten.) // Progr. Essent. oil 16-th Int. Symp. Berlin—N. Y., 1986. P. 449—458.

Carde J.-P., Bernard-Dagan C. Compartmentation de la synthèse terpénique chez le Pin maritime // Actual. Bot. 1982. N 129. P. 53—70.

Carde J.-P., Pauly G., Cheniclet C. Cell structure and volatile terpene compounds: is there a relationship? // Biochemistry and metabolism of plant lipids. Amsterdam, 1982. P. 523—526.

Charon J., Launay J., Carde J.-P. Spatial organisation and volume density of leucoplasts in Pine secretory cells // Protoplasma. 1987. N 138. P. 45—53.

Charriere-Ladreix Y. La sécrétion lipophile des bourgeons d'*Aesculus hyppocastanum* L.: modifications ultrastructurales des trichomes au cours du processus glandulaire // J. Microscopie. 1975. Vol. 24. N 1. P. 75—90.

Cheniclet C. Effect of wounding and fungus inoculation on terpene producing systems of maritime Pine // J. Exp. Bot. 1987. Vol. 38. N 194. P. 1557—1572.

Cheniclet C., Carde J.-P. Presence of leucoplasts in secretory cells and of monoterpenes in the essential oil: a correlative study // Isr. J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 219—238.

Croteau R., Johnson M. A. Biosynthesis of terpenoids in glandular trichomes // Biology and chemistry of terpenoids in trichomes / Ed. by E. Rodriguez, P. L. Healey, I. Metha. N. Y.—London, 1985. P. 133—185.

Dell B., McComb A. J. Resin production and glandular hairs in *Beyeria viscosa* (Labill.) Miq. (*Euphorbiaceae*) // Austral. J. Bot. 1974. Vol. 22. N 2. P. 195—210.

Dell B., McComb A. J. Glandular hairs resin production and habitat of *Newcastelia viscida* E. Pritzel (*Dicrastylidaceae*) // Austral. J. Bot. 1975. N 23. N 3. P. 373—390.

Dumas C. Contribution à l'étude cyto-physiologique du stigmate. 1. Les etapes observees durant les processus glandulaires ches une *Oleaceae: Forsythia intermedia* L. // Z. Pflanzenphysiol. 1973a. Bd 69. S. 35—54.

Dumas C. Contribution à l'étude cyto-physiologique du stigmate. 3. Evolution et role du réticulum endoplasmatique au cours de la sécrétion chez *Forsythia intermedia* L., étude cytochimique // Z. Pflanzenphysiol. 1973b. Bd 70. S. 119—130.

Dumas C. Contribution à l'étude cyto-physiologique du stigmate. 7. Les vacuoles lipidiques et les associations réticulum endoplasmatique-vacuole chez *Forsythia intermedia* L. // Botaniste. 1973c. Ser. LVI. P. 59—80.

Dumas C. Les associations réticulum endoplasmatique-plaste et la sécrétion stigmatique // Botaniste. 1973d. Ser. LVI. P. 81—102.

Eun-Soo Kim, Mahelberg P. G. Secretory cavity development in glandular trichomes of *Cannabis sativa* L. (*Cannabiaceae*) // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78. N 2. P. 220—229.

Fahn A. Secretory tissues in plants. London—N. Y.—S. Francisco, 1979. 302 p.

Fahn A. Secretory tissues in vascular plants // New Phytol. 1988. Vol. 108. N 3. P. 229—257.

Gleises M., Bernard-Dagan C., Carde J. P. et al. Function of plastides in terpene biosynthesis // Biochemistry and metabolism of plant lipids. Amsterdam, 1982. P. 511—514.

Heinrich G. Elektronenmikroskopische Beobachtungen an den Drüsenzellen von *Poncirus trifoliata*: zugleich ein Beitrag zur Wirkung ätheriche Öle auf Pflanzenzellen und eine Methode zur Unterscheidung fluchtiger von nichtfluchtigen lipophilen Komponenten // Protoplasma. 1970. Vol. 69. P. 15—36.

Jubert L., Coetzee J. Essential oil secretion in *Pelargonium radens* // Electron Micr. Soc. of South Africa. Proc. 1986. Vol. 16. P. 109—110.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Vol. 2. Oxford, 1950. 724 p.

Oliveira M. M., Pais M. S. Glandular trichomes of *Humulus lupulus* var. Brewer's Gold (hops): Ontogeny and histochemical characterisation of secretion // Nord. J. Bot. 1988. N 8. P. 349—359.

Oliveira M. M., Pais M. S. Glandular trichomes of *Humulus lupulus* var. Brewer's Gold (hops): Ultrastructural aspects of peltate trichomes // J. Submicrosc. Cytol. Pathol. 1990. Vol. 22. N 2. P. 241—248.

Perez L. M., Pauly G., Carde J.-P. et al. Biosynthesis of limonene by isolated chromoplasts from *Citrus sinensis* fruits // Plant Physiol. Biochem. 1990. Vol. 28. N 2. P. 221—229.

Pfab I., Heinrich G., Shultze W. Über das ätherische Öl in den Öldrüsen und im aubendrüsischen Bereich // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1980. Bd 1. H. 175. P. 29—44.

Schnepf E. Über den Feinbau von Öldrüsen. 1. Die Ölglande in *Calcealaria* Bluten // Protoplasma. 1969. Vol. 67. N 2-3. P. 195—203.

Schnepf E. Tubulares endoplastisches Reticulum in Drüsen mit lipophien Ausscheidunger von *Ficus, Ledum* und *Salvia* // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1972. Bd 163. H. 2. S. 113—125.

Schnepf E. Gland cells // Dynamic aspects of plant ultrastructure / Ed. by A. W. Robards. N. Y., 1974. P. 331—357.

Telepova M. N., Budantsev A. L., Shavarda A. L. Ètude comparative de la sécrétion des terpènes par les éléments glandulaires foliaires chez différentes espèces du genre *Dracocephalum* L. (*Labiatae*) // Bul. Soc. Bot. Fr. 1992. Vol. 139 Lett. bot. (3). P. 247—264.

Vassilyev A. E. On the interpretation of electron microscopic data in the study of lipophilic substances in plants // Proc. XV Czechosl. conf. on Electron Micr. with international participation. Prague, 1977. P. 385—386.

Werker E., Fahn A. Secretory hairs of *Inula viscosa* (L.) Ait. — development, ultrastructure and secretion // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142. N 4. P. 461—476.

Werker E., Putievsky E., Ravid U. The essential oils and glandular hairs in different chemotypes of *Origanum vulgare* L. // Ann. Bot. 1985. N 55. P. 793—801.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 II 1994

SUMMARY

The ontogenesys of peltate glands in *Nepeta cataria* and *Dracocephalum moldavica* includes the stage of cell divisions with the meristematic ultrastructural features, the stage of secretion and the senescence stage. The secretory cells of both investigated species are characterized by the presence of an hypertrophyc leucoplastidom and abundant smooth endoplasmic reticulum (SER). *D. moldavica* secretory cells also contain rough endoplasmic reticulum and a specific association of SER. The leucoplasts of *Nepeta cataria* have periplastidal SER. Accumulation of terpenes takes place in subcuticular cavity. The role of different cell components in terpene synthesis and transport is discussed.

УДК 576.312.35 : 574.9 : 582.663 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 8

М. Г. Васильева, Т. В. Алексеева, М. Г. Пименов

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХРОМОСОМНЫХ ЧИСЕЛ У ТОНКОКОРНЕВИЩНЫХ ВИДОВ *AEGOPODIUM* (*UMBELLIFERAE*)

M. G. VASIL'EVA, T. V. ALEXEEVA, M. G. PIMENOV. GEOGRAPHICAL VARIATION OF CHROMOSOME NUMBERS IN THIN-RHIZOMATOUS SPECIES OF *AEGOPODIUM* (*UMBELLIFERAE*)

У *Aegopodium alpestre* выявлены 2 географические расы разного уровня плоидности. Большую часть ареала (от Дальнего Востока до Тувы) занимает гексаплоидная раса с 2n = 66, тогда как на Алтае встречаются только октоплоидные (2n = 88) популяции. Впервые определено число хромосом прибайкальского вида *A. latifolium* (2n = 88); оно отличается от числа хромосом симпатрических популяций *A. alpestre* (2n = 66). Близкий вид *A. kashmiricum*, распространенный в Гималаях, Средней Азии и Казахстане, по определениям из двух последних регионов, всегда имеет 2n = 44.

Под «тонкокорневищными» видами *Aegopodium* здесь условно понимаются вид *A. alpestre* Ledeb. и близкие к нему виды *A. kashmiricum* (Stewart ex Dunn) Pimenov и *A. latifolium* Turcz., которые отличаются от более «толстокорневищного» вида *A. podagraria* L. и не имеющего длинных горизонтальных корневищ вида *A. tadshikorum* Schischk.

Небольшой род *Aegopodium*, включающий в себя всего 5—6 видов, весьма интересен в кариотаксономическом отношении. В этом роде наблюдаются различные особенности внутривидовой изменчивости чисел хромосом, причем некоторые виды пока представляются кариологически инвариантными.

Широко распространенный вид *A. podagraria*, для которого уже известно не менее 30 определений хромосомных чисел из всех частей ареала (от Западной Европы до р. Енисей), является в основном тетраплоидным, причем с примерно равной частотой для него определялись числа 2n = 44 и 42, реже — 2n = 40, еще реже — 2n = 39 и 38. В то же время известна и диплоидная раса с 2n = 22. Какой-либо географической закономерности в распределении этих чисел в ареале *A. podagraria* установить не удается.

Среднеазиатский вид *A. tadshikorum*, сходный по рассечению листовых пластинок с *A. podagraria*, но не имеющий характерных для последнего длинных белых горизонтальных корневищ, оказался, однако, диплоидным (2n = 22) (Ретина, Пименов, 1977; Ростовцева, 1982). Это число подтверждено новыми определениями из Киргизии (окр. пос. Бейшеке, 4 VI 1988, М. Пименов, Е. Клюйков, n = 11; рис. 1, *Б*) и Казахстана (Джунгарский Алатау, хр. Алтын-Эмель, ущелье Талды, 18 VI 1984, Ю. Даушкевич, Ю. Баранова, 2n = 22).

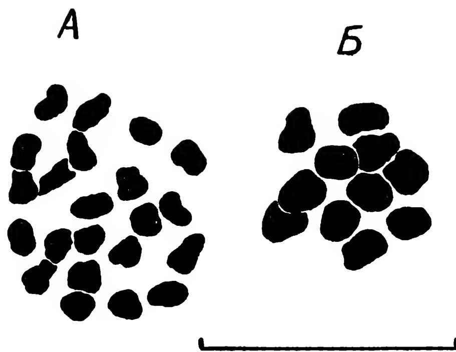


Рис. 1. Метафаза II мейоза.

А — *Aegopodium kashmiricum* (р. Каркара, n = 22); *Б* — *A. tadshikorum* (пос. Бейшеке, n = 11). Масштабная линейка — 10 мкм.

Интересные кариотаксономические закономерности наблюдаются в цикле *A. alpestre* Ledeb. До недавнего времени ареал этого вида считался очень широким — от российского Дальнего Востока и Японии до Алтая и далее на юг по горным системам Восточного Казахстана до гор Средней Азии и Гималаев. Однако В. М. Виноградова (1988) обратила внимание на то, что сибирские и дальневосточные растения отличаются от среднеазиатских и казахстанских по строению секреторной системы лепестков; среднеазиатские и казахстанские растения она отнесла к *A. tadshikorum*, несмотря на то что последний вид хорошо отличается от *A. alpestre* s. l. по строению подземных органов. С учетом ее данных, а также кариологической неоднородности (см. далее) мы (Пименов, 1992) пришли к выводу, что следует выделить особый казахстанско-среднеазиатско-гималайский вид, имеющий такие же корневища, как у *A. alpestre* s. str., и такие же лепестки, как у *A. tadshikorum*. Этот вид

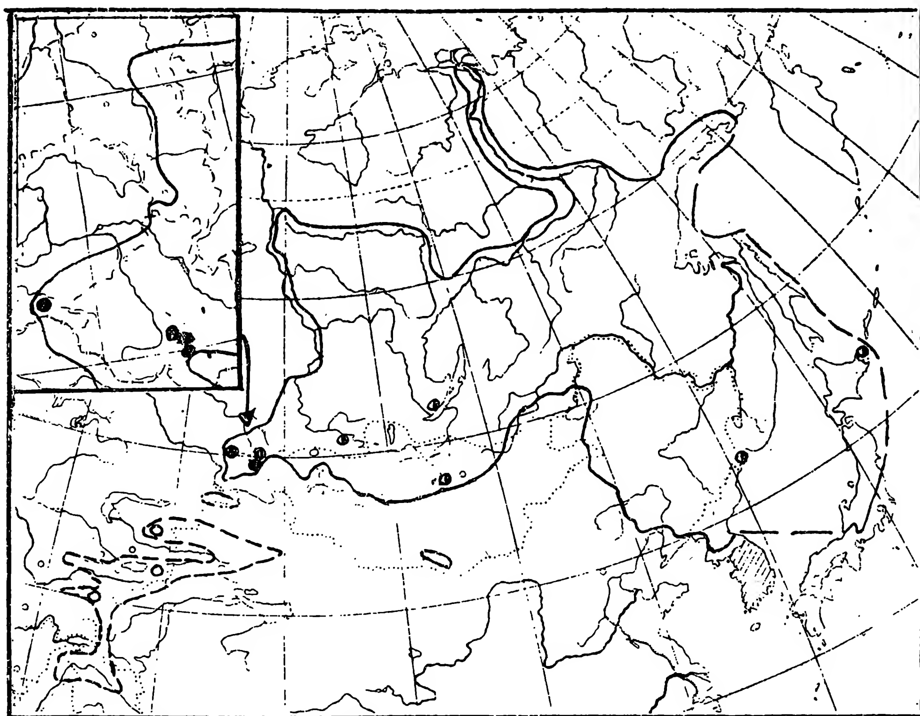


Рис. 2. Карта ареалов *Aegopodium alpestre* (*1*), *A. kashmiricum* (*2*) и хромосомные числа (2n) из разных частей их ареалов.

а — 2n = 44, *б* — 2n = 66, *в* — 2n = 88.

Числа хромосом *Aegopodium alpestre*, *A. latifolium* и *A. kashmiricum*

Происхождение материала	n	2n	Источник
A. alpestre Ledeb.			
Россия, Сахалин		≈54	Соколовская, 1960
Россия, Приморский край, южная часть (sub *A. henryi* Diels)		42—44	Соколовская, 1966
Россия, Амурская область, окр. г. Зея		54—56	Гурзенков, Горовой, 1971
Россия, Приморский край, долина р. Монгугай (sub *A. henryi* Diels)		54—56	То же
Россия, Горно-Алтайская АО, Онгудайский р-н, окр. пос. Ороктой	44	88	Ростовцева, 1976
Россия, Бурятия, Тункинский хр., верховья р. Туботы		≈50	Крогулевич, 1976, 1978
Россия, Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай	44		Ростовцева, 1979
Россия, Горно-Алтайская АО, Улаганский р-н, окр. пос. Акташ	44		То же
Россия, Тува, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, бывший прииск Конто	33	66	» »
Монголия, Баян-гол		66	Murin et al., 1980
Россия, Приморский край, заповедник «Кедровая Падь»		66	Vasil'eva, Pimenov, 1985
Россия, Сахалинская область, о-в Кунашир, вулкан Головнина (см. таблицу-вклейку, *Б*)		66	То же
*Россия, Алтайский край, Чарышский р-н, окр. пос. Березовка, 5 VIII 1988, Пименов, Васильева (см. таблицу-вклейку, *А*)		88	
*Россия, Горно-Алтайская АО, окр. пос. Чаган-Узун, г. Сукор, 9 VIII 1990, № 96, Пименов, Васильева		88	
*Россия, Иркутская обл., окр. пос. Бол. Коты, 5 VIII 1992, Пименов, Клюйков		66	
A. latifolium			
**Россия, Бурятия, южный берег оз. Байкал, окр. пос. Утулик, 14 VIII 1992, № 83, Пименов, Клюйков (см. таблицу-вклейку, *В*)		88	
A. kashmiricum			
Казахстан, Джунгарский Алатау, окр. пос. Лепсинск (sub *A. alpestre* Ledeb.)		44	Ретина, Пименов, 1977
*Киргизия, Кунгей Алатау, долина р. Каркара, устье р. Чон-Джаналач, 5 VI 1988, № 461, Пименов, Клюйков (рис. 1, *А*)	22		
*Киргизия, Ошская обл., Заалайский хр., р. Карагайчаты (правый приток р. Нуры), 9 VIII 1989, № 232, Пименов, Клюйков	22		

Примечание. Одной звездочкой отмечены сделанные нами новые определения чисел хромосом, двумя — числа хромосом, определенные впервые для вида.

предложено назвать *A. kashmiricum* (Stewart ex Dunn). Pimenov (на основе названия *Pimpinella kashmirica* Stewart ex Dunn, предложенного для вида, описанного из Индии). В результате ареалы 2 близких викарных тонкокорневищных видов *Aegopodium* представляются в настоящее время следующим образом: ареал *A. alpestre* — от Дальнего Востока до Алтая, ареал *A. kashmiricum* — от гор Восточного Казахстана до Гималаев (рис. 2). *A. latifolium* — узкий эндемик Южного Прибайкалья, где этот вид симпатричен с *A. alpestre* s. str.

Для *A. alpestre* s. l. (incl. *A. kashmiricum*) хромосомные числа были определены 20 раз (см. таблицу); для *A. latifolium* хромосомное число определено впервые.

Как видно из этой таблицы, в некоторых ранних определениях (до 1976 г.) были приведены неточные значения чисел хромосом — указывались 2n = 42—

44, 50 и 54—56. Можно только предположить, что в соответствующих районах — на Сахалине, в Амурской области, в Прибайкалье — распространена гексаплоидная раса с 2n = 66. Это, естественно, требует достоверного переопределения чисел хромосом по материалу из этих частей ареала. Что касается Южного Приморья, то значение 2n = 42—44 из этого района в дальнейшем не подтвердилось. Если же ограничиться только точно определенными числами и нанести их на карту ареала (рис. 2), то получится довольно интересная картина.

На Курилах, в Приморье, Монголии, Прибайкалье и Туве *A. alpestre* s. str. имеет 2n = 66, а на Алтае (5 определений) — только 2n = 88. В остальной части ареала октоплоидные популяции никогда не были обнаружены. Впервые определено число хромосом у *A. latifolium* из Южного Прибайкалья; оно (2n = 88) оказалось не таким, как у симпатрических популяций *A. alpestre* s. str. (2n = 66). *A. kashmiricum* в Средней Азии и Казахстане (к сожалению, нет определений из Индии и Китая) всегда оказывается тетраплоидным (2n = 44). Это число определено уже из Джунгарского Алатау, с Кунгей Алатау и из восточной части Заалайского хр. — самой южной точки распространения вида в Средней Азии. Анеуплоидных форм, столь характерных для *A. podagraria*, у *A. alpestre* не найдено.

Таким образом, кариотипическая эволюция в этом цикле, видимо, имела иной характер, чем у *A. podagraria*, а именно происходила аллопатрическая дифференциация хромосомных полиплоидных рас, одна из которых — тетраплоидная — выделилась в особый вид — *A. kashmiricum*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 93-04-21602).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова В. М. О роде *Aegopodium* L. (*Apiaceae*) в Центральной Азии // Нов. сист. высш. раст. 1988. Т. 25. С. 116—122.

Гурзенков Н. Н., Горовой П. Г. Числа хромосом видов *Umbelliferae* Дальнего Востока // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 12. С. 1805—1815.

Крогулевич Р. Е. Хромосомные числа некоторых видов растений Тункинских Альп (Восточный Саян). 1 // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. науки. 1976. Т. 3. № 15. С. 46—52.

Крогулевич Р. Е. Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна // Флора Прибайкалья. Новосибирск, 1978. С. 19—48.

Пименов М. Г. Еще раз об *Aegopodium* Средней Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 4. С. 113—115.

Ретина Т. А., Пименов М. Г. Числа хромосом видов сем. *Umbelliferae* Средней Азии // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. 1977. № 7. С. 90—95.

Ростовцева Т. С. Числа хромосом некоторых видов семейства *Apiaceae*. I // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 1. С. 93—99.

Ростовцева Т. С. Числа хромосом некоторых видов семейства *Apiaceae* Lindl. II // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 2. С. 227—230.

Ростовцева Т. С. Числа хромосом некоторых видов семейства *Apiaceae*. III // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 206—210.

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры о. Сахалин) // Вестн. ЛГУ. 1960. Т. 4. № 21. С. 42—58.

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края // Вестн. ЛГУ. 1966. Т. 1. № 3. С. 92—106.

Murin A., Haberova A., Zamsran C. Karyological studies of some species of the Mongolian flora // Folia Geobot. Phytotax. Praha, 1980. Vol. 15. P. 395—405.

Vasil'eva M. G., Pimenov M. G. Apiaceae. In: Chromosome number reports. LXXXVIII // Taxon. 1985. Vol. 34. N 3. P. 547—548.

Ботанический сад
МГУ им. М. В. Ломоносова
Москва

Получено 24 XII 1993

SUMMARY

Two geographical polyploid races, octoploid and hexaploid, have been revealed in *A. alpestre*. The octoploid (2n = 88) race was found in Altai Mts, and hexaploid race (2n = = 66) occupies the remaining part of the species area (from Tuva to the Far East). The closely related *A. kashmiricum* distributed from Kazakhstan to the Himalayas, is tetraploid with 2n = 44. The strong diploid species (2n = 22) *A. tadshikorum* being sympatric with the letter, differs from it and *A. alpestre* by lack of long horizontal rhizomes.

УДК 581.1 (262.5)

С. Е. Завалко, Н. А. Ковальчук

АВТОРЕГУЛЯЦИЯ СВЕТОПРОНИЦАЕМОСТИ ПОЛОГА МОРСКИХ МАКРОФИТОВ

S. E. ZAVALKO, N. A. KOVALCHUK. AUTOREGULATION OF LIGHT PERMEABILITY OF MARINE MACROPHYTE CANOPY

Исследованы морфо-функциональная реакция полога морских макрофитов на уменьшение подводной освещенности с увеличением глубины и проникновение света в толщу полога. Показано, что полог морских макрофитов подобно покрову наземной растительности обладает авторегуляторными свойствами, позволяющими ему, с одной стороны, адаптивно изменять свою структуру в соответствии с уровнем подводной освещенности, с другой — оптимизировать световой режим в пространстве полога. В диапазоне глубин 0.5—2 м структурная адаптация полога к уменьшению подводной освещенности заключается в увеличении степени контактности ассимиляционной поверхности со средой и возрастании плотности ее упаковки в занимаемом объеме среды. Проникновение света в полог определяется вертикальным распределением величин средообразующих параметров — концентрацией поверхности макрофитов в занимаемом объеме и удельной поверхностью фитомассы. Изменения вертикальной структуры полога, возникающие в ответ на уменьшение подводной освещенности, направлены на снижение затеняющего эффекта полога, увеличение полноты и равномерности проникновения света в толщу полога.

В фитоэкологии, агрофитоценологии и экофизиологии наземных растений исследования структуры и функционирования растительного полога занимают существенное место. Из основных работ в этой области (Лархер, 1978; Цельникер, 1978; Тооминг, 1984; Карманова и др., 1987) следует, что полог наземной растительности — не случайное изоморфное пространственное объединение растений, а сложная многоуровневая система, которая благодаря своей структурной дискретности и гетерогенности обладает авторегуляторными и средообразующими свойствами. Прежде всего это способность наземного полога оптимизировать световой режим в занимаемом пространстве за счет морфологии и архитектуры растительных структур. Эта способность — одна из важнейших сторон сложного механизма регуляции продукционных характеристик наземного полога с помощью его структуры.

Аналогичные исследования полога морской подводной растительности находятся в начальной стадии. Известны лишь единичные работы в этой области (Хайлов и др., 1992). Актуальность подобных исследований определяется также тем, что подводная освещенность, значительно убывающая с глубиной, для морских многоклеточных водорослей — один из главных факторов, лимитирующих их вертикальное распределение.

Основная задача настоящей работы — изучение влияния вертикальной структуры полога морских макрофитов на его светопроницаемость на различных глубинах.

Материал и методы

Объектом исследования служило сообщество черноморских макрофитов, образующих сомкнутый полог, который сложен доминирующей бурой водорослью *Cystoseira crinita* (Desf.) Bory с обитающими на ней макроэпифитами; среди последних преобладают *Laurencia coronopus, Ceramium deslongchampii* и *Polysiphonia subuliphera.*

Слоевища *Cystoseira crinita* имеют сложноиерархическое осевое строение: от длинного толстого стволика отходят тонкие оси 1-го порядка, на которых находятся более тонкие оси 2-го порядка с еще более тонкими осями 3-го и 4-го порядков.

На глубинах 0.5, 2 и 4 м с площадок размером 0.25 $м^2$ срезали все растения *C. crinita.* Ветви водоросли располагали вдоль стволика и затем разрезали слоевища цистозиры (вместе с растущими на них эпифитами) на фрагменты с шагом 10 см. Таким образом объем полога разделяли на слои толщиной 10 см. После этого определяли сырую массу растительных структур полога, т. е. массу каждого i-вида эпифитов и частей таллома цистозиры (осей 3 + + 4-го, 2-го и 1-го порядков и стволиков), попадающих в каждый из выделяемых 10-сантиметровых j-слоев полога (W_{ij}/S', $г/м^2$) в расчете на 1 $м^2$ дна (S'). Умножая величины W_{ij}/S' на соответствующие им значения удельной поверхности (s_i/w_i, $см^2/г$ — отношение поверхности водоросли к ее сырой массе), полученные в Лаборатории экологического метаболизма Института биологии южных морей АН Украины, находили величины поверхности этих структур над 1 $м^2$ дна (S_{ij}/S', $м^2/м^2$) в каждом из j-слоев полога. Суммируя W_{ij}/S' и S_{ij}/S' структур, попадающих в j-слой, определяли общую сырую массу водорослей ($W_{.j}/S'$, $г/м^2$) и их поверхность ($S_{.j}/S'$, $м^2/м^2$) в j-слое полога. Суммируя величины $W_{.j}/S'$ и $S_{.j}/S'$, определяли общую массу водорослей в пологе $W_{..}/S'$ и их поверхность $S_{..}/S'$ над 1 $м^2$ дна. По соотношению $S_{.j}/S'$ и $W_{.j}/S'$ находили величину удельной поверхности фитомассы j-слоя полога ($S_{.j}/W_{.j}$, $см^2/г$). По соотношению величин $S_{..}/S'$ и $W_{..}/S'$ находили значение интегральной удельной поверхности полога ($S_{..}/W_{..}$, $см^2/г$). По соотношению $W_{.j}/S'$, $S_{.j}/S'$ и объема воды в j-слое полога находили величины концентрации массы ($C_{w.j}$, г/л) и поверхности ($C_{s.j}$, $см^2/л$) водорослей в j-слое полога. По соотношению величин $S_{..}/S'$ и объема воды в пологе находили концентрацию поверхности водорослей в объеме полога ($C_{s..}$, $см^2/л$).

Светопроницаемость полога исследовали на основе лабораторных измерений. Использовали литровый химический стакан, обернутый с боков черной светонепроницаемой бумагой, и люксметр, датчик которого прикрепляли снаружи вплотную к дну стакана, так чтобы свет падал на датчик только через дно стакана. В стакан наливали чистую морскую воду, высота уровня воды во всех экспериментах равнялась 10 см. В стакане задавали серии концентраций фитомассы каждой из растительных i-структур таллома цистозиры в виде отрезков по 1 см (C_{wi}). Из величин C_{wi} и s_i/w_i рассчитывали значения концентрации поверхности структуры в объеме стакана (C_{si}, $см^2/л$).

Измеряли интенсивность освещения под стаканом при прохождении света через слой воды без фитомассы (I_0) и с фитомассой i-структуры (I_i). Вычисляли светопроницаемость слоя воды с фитомассой i-структуры ($I_{прох.}$)

$$I_{прох.} = \frac{I_i}{I_0} \cdot 100\%$$

и его светопоглощение ($I_{погл.}$)

$$I_{\text{погл.}} = \frac{I_0 - I_i}{I_0} \cdot 100\%.$$

Строили зависимости ($I_{\text{прох.}}$), ($I_{\text{погл.}}$) $= f(C_{si})$, которые выражали степенной регрессией вида

$$y = ax^b. \qquad (1)$$

Регрессии вида (1) получали по результатам серии измерений светопроницаемости каждой осевой i-структуры цистозиры, причем зависимость ($I_{\text{прох.}}$), ($I_{\text{погл.}}$) $= f(C_{si})$ для каждой i-структуры описывали двумя регрессиями в зависимости от диапазона величин (C_{si}), так как регрессии для каждой структуры сильно различались по углу наклона. Для стволиков при (C_{si}) = 15—360 см^2/л коэффициенты a и b зависимости ($I_{\text{погл.}}$)(C_{si}) составили соответственно 0.5 и 0.79, а при C_{si} = 450—1095 см^2/л — 9.03 и 0.31. Для осей 1-го порядка при C_{si} = 27—378 см^2/л коэффициенты a и b составили соответственно 0.98 и 0.66, а при C_{si} = 432—810 см^2/л — 4.26 и 0.41. Для осей 2-го порядка при C_{si} = 31—438 коэффициенты a и b составили соответственно 0.69 и 0.72, а при C_{si} = 500—750 см^2/л — 7.58 и 0.33. Для осей 3 + 4-го порядков при C_{si} = = 50—900 значения коэффициентов a и b составили соответственно 0.67 и 0.67, а при C_{si} = 1000—4250 см^2/л — 11.35 и 0.26.

Выбирали величины $C_{s.j}$, реально наблюдаемые в различных слоях полога и, используя параметры регрессии, соответствующей данному значению $C_{s.j}$, находили ряд величин $I_{\text{погл.}}$ для соответствующих структур таллома цистозиры при выбранных значениях $C_{s.j}$. На основе полученных таким образом рядов для каждого выбранного уровня $C_{s.j}$ строили зависимость ($I_{\text{погл.}}$) (s_i / w_i) линейного вида:

$$y = a + bx. \qquad (2)$$

С помощью уравнения (2) и величины интегральной удельной поверхности фитомассы в j-слое полога получали величины светозатеняющей способности этого слоя полога ($I_{\text{погл.}\ j}$). Используя значения $I_{\text{погл.}\ j}$, рассчитывали ослабление света в толще полога без учета светозатенения в слое воды от поверхности моря до поверхности полога ($I_{\text{прох.}\ j}$), а также рассчитывали ослабление света в толще полога с учетом светозатенения в слое воды над пологом ($I^*_{\text{прох.}\ j}$). Для этого определяли светопоглощение в слое воды от поверхности моря до поверхности полога по формуле (Раймонт, 1983)

$$I_z = I_0 e^{-kZ}, \qquad (3)$$

где I_z — освещенность на глубине Z, м; I_0 — освещенность на поверхности моря; k — показатель светопроницаемости среды ($k = 1.7 : d$, где d — величина прозрачности воды по диску Секки).

Результаты и обсуждение

Анализ взаимодействия морфологии полога с приходящей солнечной радиацией начнем с рассмотрения интегрального структурного отклика на уровень освещенности в месте обитания.

Прозрачность воды в акватории, где проводились исследования, составила 8 м, что вполне соответствует результатам имеющихся измерений (Маньковский, Земляная, 1990). Подставив это значение в (3), получили величины освещенности над пологом, которые на глубинах 0.5, 2 и 4 м составили соответственно 90, 66 и 43% от уровня освещенности на поверхности моря.

Среди морфологических параметров наземной растительности ее ассимиляционная поверхность выделяется как один из важнейших (Тооминг, 1984; Карманова и др., 1987). Весьма часто употребляемый для описания наземного полога параметр — листовой индекс фитоценоза, т. е. отношение ассимиляционной поверхности к поверхности грунта. В нашем случае это $S_{..}/S'$, так как вся поверхность водорослей является ассимилирующей. Величины $S_{..}/S'$ на глубинах 0.5, 2 и 4 м составили соответственно 67, 66 и 46 $м^2/м^2$.

Листовой индекс растительности может служить количественной оценкой ее потенциально возможной ассимиляции. Этот параметр входит в число характеристик наземного полога, «оберегаемых» фитосистемами от изменений при их адаптациях к изменяющимся условиям обитания (Лархер, 1978; Цельникер, 1978; Карманова и др. 1987). Как видно из полученных величин $S_{..}/S'$, в макрофитном пологе до глубин 2 м листовой индекс стабилизирован.

Чем обусловлена эта стабилизация? Величины $W_{..}/S'$ на глубинах 0.5, 2 и 4 м составили соответственно 8.2, 5.5 и 3.3 $кг/м^2$. Биомасса полога с глубиной явно убывает и не может рассматриваться в качестве источника наблюдаемой стабильности $S_{..}/S'$.

Одним из основных механизмов адаптации наземной растительности к тому или иному световому режиму исследователи считают степень контактности ассимиляционной поверхности со средой, выражаемую через отношение фитомассы к ее поверхности (Цельникер, 1978; Тооминг, 1984) либо через обратное соотношение (Карманова и др., 1987). В рассматриваемом макрофитном пологе величины $S_{..}/W_{..}$ на глубинах 0.5, 2 и 4 м составили соответственно 8.2, 11.6 и 14 $м^2/кг$ (сыр.). Сравнивая величины $S_{..}/W_{..}$ с аналогичными данными, полученными на наземном пологе (Тооминг, 1984; Карманова и др., 1987), можно заключить, что уменьшение освещенности вызывает в пологе подводной и наземной растительности аналогичное увеличение степени контактности ассимиляционной поверхности со средой. Таким образом, и в макрофитном пологе, так же как и в наземном, удельная поверхность выступает в роли важного средства адаптации к дефициту освещенности. Увеличение $S_{..}/W_{..}$ с возрастанием глубины направлено, с одной стороны, на компенсацию уменьшения поступления в полог солнечной радиации, с другой — на поддержание на необходимом уровне общей ассимиляционной поверхности сообщества на фоне сокращения его биомассы.

Интегральная удельная поверхность водорослевого сообщества во многом определяется его видовым составом. На глубине 0.5 м полог в основном сложен популяцией базифита ($s_i/w_i = 5.58$ $мм^2/мг$), а среди эпифитов преобладал вид *Laurencia coronopus* ($s_i/w_i = 6.68$ $мм^2/мг$). На глубинах 2 и 4 м доля эпифитов в пологе возросла, причем преобладали *Ceramium deslongchampii* и *Polysiphonia subuliphera* ($s_i/w_i = 28.0$ и 20.0 $мм^2/мг$ соответственно). Если на глубине 0.5 м величина $S_{i.}/W_{i.}$ эпифитов составила 12 $м^2/кг$, то на глубинах 2 и 4 м она возросла до 21 и 25 $м^2/кг$ соответственно. Доля эпифитов в формировании интегральной поверхности полога на глубинах 0.5, 2 и 4 м составила 37, 80 и 70% соответственно.

Таким образом, благодаря соответствующим изменениям видовой структуры полог макрофитов на глубинах до 2 м довольно успешно адаптируется к уменьшению освещенности: величина его $S_{..}/S'$ поддерживается в относительно стабильном состоянии. На глубинах более 2 м компенсаторное влияние удельной поверхности не столь эффективно: величина $S_{..}/S'$ снижается.

В наземном пологе уменьшение освещенности (выходящее за пределы стабилизирующих возможностей фитоценоза), как правило, вызывает увеличение листового индекса сообщества (Лархер, 1978; Карманова и др., 1987). В рассматриваемом пологе макрофитов, напротив, при уменьшении освещенности с увеличением глубины от 2 до 4 м отмечено сокращение общей

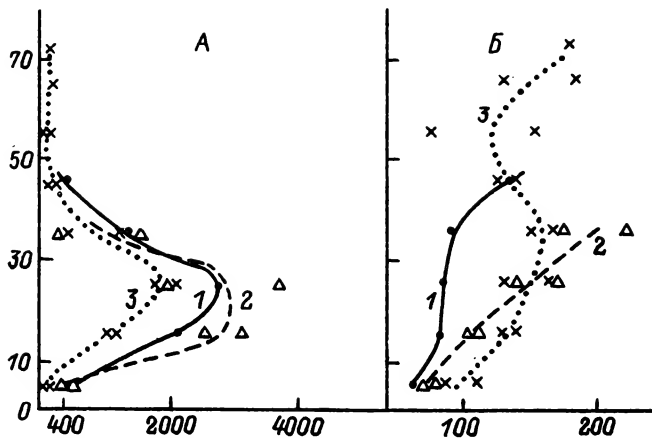


Рис. 1. Вертикальное распределение в пологе величин объемной концентрации поверхности фитомассы макрофитов ($C_{S.\,j}$) и удельной поверхности макрофитов ($S._j/W._j$) в j-слое полога.

Глубина, м: *1* — 0.5, *2* — 2, *3* — 4. По осям абсцисс: *А* — $C_{S.\,j}$, см^2/л; *Б* — $S._j/W._j$, см^2/г; по осям ординат — толщина полога, см, от дна.

ассимилирующей поверхности. Можно предположить, что начиная с 4 м все бóльшую роль в пологе начинают играть неучитывавшиеся компоненты — корковые водоросли, бентосные диатомеи и фитопланктон в слое над пологом. Можно также предположить, что при более полном учете этих компонентов стабилизация листового индекса морской подводной растительности будет более совершенной. В связи с этим заметим, что в лесном многокомпонентном пологе отмечена отрицательная взаимная зависимость между слагающими полог структурами: сокращение биомассы и поверхности верхних ярусов, сложенных древесными породами, сопровождается возрастанием обилия нижних слоев полога — подлеска и травы (Карманова и др., 1987).

Еще одно важное средство морфо-функциональной адаптации наземного полога к дефициту освещенности — увеличение концентрации ассимиляционной поверхности в занимаемом объеме (Карманова и др., 1987). Аналогичная реакция макрофитного полога на уменьшение освещенности наблюдалась на глубинах от 0.5 до 2 м: величины $C_{s..}$ на этих глубинах составили соответственно 0.13 и 0.16 м^2/л. На глубинах от 2 до 4 м действие этого адаптационного механизма нарушалось: величина $C_{s..}$ снижалась до 0.06 м^2/л.

Резюмируя отклик макрофитного полога по интегральным морфологическим параметрам на градиент освещенности с увеличением глубины, можно констатировать, что этот отклик носит адаптивный характер.

Проследим теперь более дифференцированно за морфологической реакцией полога на градиент освещенности. Рассмотрим распределение по вертикальному профилю полога следующих величин: «плотности упаковки» его поверхности в среде и удельной поверхности (рис. 1). На всех глубинах обнаруживается максимум $C_s.j$. Для наземного полога также характерна одновершинность вертикального распределения аналогичного параметра, причем степень освещенности в пологе на уровне максимума $C_s.j$ близка к оптимальной для растительной компоненты полога, образующей данный максимум (Тамметс, Тооминг, 1985). В наземном многовидовом пологе при вертикальном распределении C_s образуется несколько максимумов. Чем выше степень дисперсности фитомассы каждого из видов и соответственно выше потребности вида в иррадиации, тем в более верхних (и освещенных) слоях полога наблюдается его максимальное обилие. Благодаря такой целесообразности вертикальной структуры весь полог получает возможность функционировать с максимальной

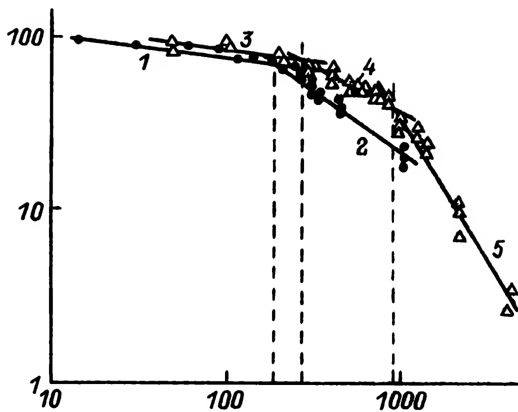


Рис. 2. Зависимость доли освещенности, проходящей через слой структурных элементов таллома цистозиры в стакане ($I_{\text{прох.}}$), от концентрации их поверхности в объеме стакана (C_{si}).

1, 2 — стволики ($s_i/w_i = 30$ см^2/г); *3—5* — оси 3 + 4-го порядков ($s_i/w_i = 100$ см^2/г). По оси абсцисс — C_{si}, см^2/л; по оси ординат — $I_{\text{прох.}}$, %.

эффективностью (Тооминг, 1984). Преобладание эпифитов с тонкорассеченным талломом в верхних слоях макрофитного полога (о чем свидетельствует возрастание $S_{.j}/W_{.j}$ полога снизу вверх (рис. 1, *Б*)) указывает на то, что подобная целесообразность вертикальной структуры свойственна и макрофитному пологу.

При экофизиологических исследованиях наземного полога выявлены не только адаптивность его морфо-физиологической реакции на градиент освещенности, но и, что очень важно, способность полога к оптимизации светового режима в занимаемом объеме. Основные средства этой оптимизации — изменения вертикального распределения листового индекса, объемной концентрации растительной поверхности и удельной поверхности фитомассы, а также архитектура полога (Цельникер, 1978; Тооминг, 1984).

Участвует ли структура макрофитного полога в формировании светового режима внутри полога и каким образом? Рассмотрим сначала результаты измерений светопроницаемости слоя фитомассы с задаваемой величиной C_{si} (рис. 2). Зависимость прохождения света через полог наземной растительности от листового индекса описывается степенной регрессией вида (Лархер, 1978; Цельникер, 1978; Тооминг, 1984)

$$y = ae^{-bx}.$$

В нашем случае зависимость доли освещенности, пропускаемой через слой фитомассы цистозиры, от C_{si} структуры описывается серией степенных регрессий вида (1) (рис. 2).

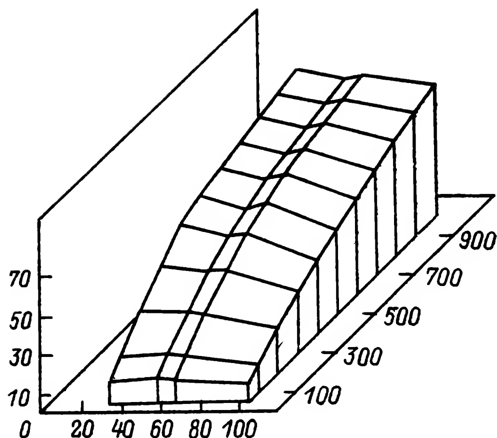
При их сопоставлении в местах «стыковки» регрессий выявляются критические значения C_{si}, превышение которых приводит к значительному усилению зависимости ($I_{\text{прох.}}$) (C_{si}). На рис. 2 они обозначены штриховыми линиями. Важно отметить, что большинство наблюдаемых в пологе величин $C_{s.j}$ (рис. 1) не превышает этих критических уровней.

Из сопоставления регрессий на рис. 2 (особенно кривых *2* и *4*) выявлено влияние на $I_{\text{прох.}}$ не только C_{si}, но и отношения s_i/w_i: тонкорассеченные структуры (обладающие высокими значениями s_i/w_i) по сравнению с грубоцилиндрическими структурами (обладающими низкими значениями s_i/w_i) создают меньшее затенение при равных величинах C_{si}. Удельная поверхность фитомассы макрофитов, таким образом, как и C_s, может считаться средообразующим фактором, влияющим на уровень освещенности в пологе. Аналогичный вывод о большой значимости удельной поверхности листьев (или обратной ей величине — удельной поверхности плотности) для оптимизации светового режима в пространстве полога был сделан ранее для наземной растительности (Лархер, 1978; Тооминг, 1984; Тооминг, Тамметс, 1984).

При сопоставлении значимости обоих средообразующих факторов (рис. 3) показано, что светозатенение в пологе в большей мере определяется величиной C_{si}. Влияние s_i/w_i на $I_{\text{погл.}}$ мало проявляется при низких значениях C_{si}, но

Рис. 3. Зависимость доли освещенности, поглощаемой слоем фитомассы структурных элементов цистозиры ($I_{погл.}$), от концентрации их поверхности в объеме стакана (Csi) и удельной поверхности (s_i/w_i).

Величины $I_{погл.}$ получены по регрессиям для соответствующих структур. По оси абсцисс — s_i/w_i, см^2/г; по оси ординат — $I_{погл.}$, % от I; по оси справа — C_{si}, см^2/л.



заметно усиливается по мере увеличения C_{si}. Так, если при C_{si} = = 50 см^2/л и возрастании s_i/w_i от 30 до 100 см^2/г $I_{погл.}$ снижается на 2%, то при C_{si} = 400 см^2/л и аналогичном увеличении s_i/w_i $I_{погл.}$ снижается уже на 21%.

Принимая во внимание обнаруженное влияние C_{si} и s_i/w_i на светозатенение в пологе, вернемся к вертикальному распределению этих параметров в пологе (рис. 1). Сопоставляя рис. 1, 2 и 3, мы выявили авторегуляторность полога: его вертикальная структура оптимизирована относительно более глубокого и полного проникновения света в полог. Об этом прежде всего свидетельствуют увеличение $S._j/W._j$ снизу вверх и снижение $C_{s.j}$ в верхних слоях полога.

С увеличением глубины также выявляется адаптивность изменений вертикальной структуры полога. Если на глубине 0.5 м при высокоинтенсивной освещенности в среде относительно невысокая удельная поверхность фитомассы $S._j/W._j$ возрастает лишь в самом верхнем слое полога, то уже на глубине 2 м увеличение $S._j/W._j$ начинается с самых нижних слоев полога, а на глубине 4 м при наименее интенсивном освещении наиболее высокие значения $S._j/W._j$ наблюдаются почти по всей толщине зарослей.

На глубине 4 м отмечены и наиболее низкие величины $C_{s.j}$, причем все значения $C_{s.j}$ на этой глубине практически не превышают критического уровня (1000 см^2/л), после которого резко возрастает затеняющее влияние $C_{s.j}$ (рис. 2).

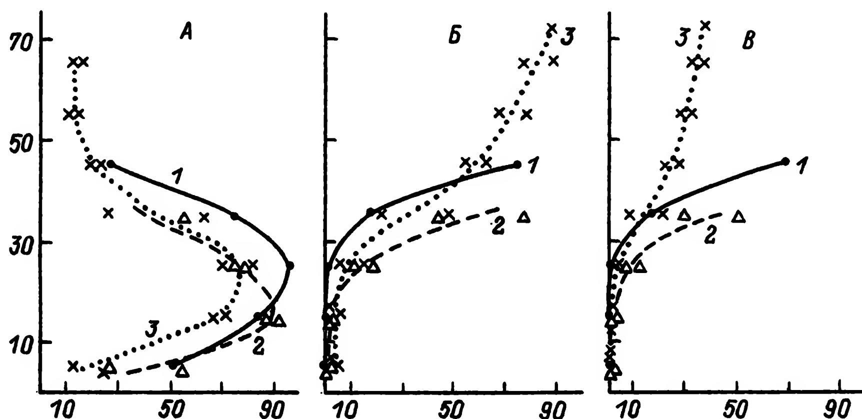


Рис. 4. Вертикальное распределение светопоглощающей способности макрофитов в j-слое полога (*А*); прохождение в толщу полога освещенности с его верхней границы (*Б*); прохождение света в толщу полога с учетом светопоглощения в слое воды над пологом (*В*).

Глубина, м: *1* — 0.5, *2* — 2, *3* — 4. По осям абсцисс: *А* — $I_{погл.}$, %; *Б* — $\bar{I}_{прох.}$, %; *В* — $I^*_{прох.}$, %; по осям ординат: *h* — высота полога, см, от дна.

Сопоставим кривые вертикального распределения светозатеняющей способности слоев полога на разных глубинах (рис. 4, *А*). Максимум затенения в пологе на глубине 2 м располагается ниже, чем на глубине 0.5 м, а на глубине 4 м в верхней трети толщины полога светозатенение держится на минимальном уровне. Абсолютные значения максимального светозатенения в пологе с возрастанием глубины также снижаются.

Вертикальное распределение освещенности в толще полога на разных глубинах показано на рис. 4, *Б*. Наиболее резко освещенность в пологе убывает на глубине 0.5 м, верхняя граница которого освещена наиболее интенсивно. На глубине 2 м иррадиация, достигшая верхней границы полога, убывает в его толще не столь значительно. Наиболее же полно и равномерно пришедший свет проникает в полог на глубине 4 м. Когда при расчете $I_{\text{прох.}\ j}$ учитывали светопоглощение в слое воды от поверхности моря до верхней границы зарослей (рис. 4, *В*), различия между кривыми светопроницаемости полога на разных глубинах уменьшались. Начиная с 35 см над уровнем дна проникновение света с поверхности моря в толщу полога на глубинах 0.5 и 4 м описывается практически одной кривой. Это свидетельствует о том, что светозатенение в пологе регулируется в соответствии с уровнем подводной освещенности. В целом же заросли макрофитов вместе со слоем воды над ними на разных глубинах создают одинаковый затеняющий эффект, практически полностью (до 99%) поглощая попадающий на поверхность моря свет.

Выводы

1. Полог морских макрофитов подобно покрову наземной растительности обладает авторегуляторными свойствами, позволяющими ему, с одной стороны, адаптивно изменять свою структуру в соответствии с уровнем подводной освещенности, с другой — оптимизировать световой режим в пространстве полога.

2. Морфо-функциональная адаптация полога к уменьшению подводной освещенности заключается в увеличении степени контактности его ассимиляционной поверхности со средой и возрастании «плотности упаковки» поверхности полога в занимаемом объеме среды. В результате этой адаптации в диапазоне глубин 0.5—2 м величина суммарной ассимиляционной поверхности полога поддерживается на стабильном уровне. На глубинах более 2 м действие этого адаптационного механизма нарушается.

3. Проникновение света в толщу полога определяется величинами концентрации поверхности полога в занимаемом пространстве и удельной поверхности его фитомассы. Распределение этих средообразующих параметров по вертикальному профилю полога способствует увеличению полноты и равномерности проникновения света в толщу полога по мере уменьшения подводной освещенности с увеличением глубины. В результате адаптивных и средообразующих изменений вертикальной структуры полога заросли макрофитов на разных глубинах вместе со слоем воды над ними практически полностью (до 99%) поглощают свет, падающий на поверхность моря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Карманова И. В., Судницына Т. Н., Ильина А. Н. Пространственная структура сложных сосняков. М., 1987. 201 с.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 383 с.

Маньковский В. И., Земляная Л. А. Сезонная изменчивость индекса цвета и относительной прозрачности воды в Черном море // Оптика моря и атмосферы. Красноярск, 1990. С. 133—134.

Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана. Т. 1. Фитопланктон. М., 1983. 568 с.

Tamметс Т. Х., Тооминг Х. Г. Функциональность архитектуры фитоценозов // Физиол. раст. 1985. Т. 32. Вып. 4. С. 629—635.

Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л., 1984. 264 с.

Тооминг Х. Г., Тамметс Т. Х. Связь удельной поверхностной плотности листьев некоторых видов растений с радиацией приспособления и режимом ФАР // Физиол. раст. 1984. Т. 31. Вып. 2. С. 258—265.

Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. Киев, 1992. 280 с.

Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М., 1978. 215 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Институт биологии южных морей
АН Украины
Севастополь

Получено 4 XI 1993

SUMMARY

The morpho-functional reaction of the marine macrophytes canopy towards decreasing of submarine illumination with a depth and a light penetration into the canopy has been studied. As in a land vegetation the canopy of marine macrophytes is demonstrated to have autoregulating features which allow it, on the one hand, to change its structure adaptevly according to the submarine illumination level, and, on the other hand, to optimize the light regime within the canopy. In the depth range between 0.5—2m the structural adaptation of the canopy to the decreasing of submarine illumination consists in increasing of the contractive extent of assimilating cover with the environment and in increasing of density of its wrapping in occupying volume of environment. The light penetration into canopy is determined by the vertical distribution amounts of the following conditions — concentration of macrophyte surface in occupying volume of environment. The light penetration into canopy is determined by the vertical distribution amounts of the following conditions — concentration of macrophyte surface in occupying volume and specific surface of phytomass. The change of the canopy vertical structure, arising as a response to decreasing of submarine illumination effects the decreasing of shading impact of canopy, the increasing of completely and uniform light penetration within canopy.

УДК 581.9(-922.1/.2)-29

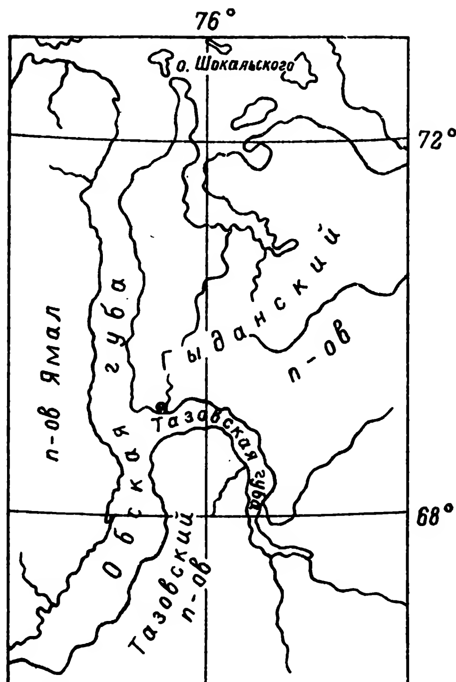
© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 8

М. П. Андреев

ФЛОРА ЛИШАЙНИКОВ НИЗОВЬЕВ РЕКИ ЧУГОРЬЯХА (ЮГО-ЗАПАДНАЯ ЧАСТЬ ГЫДАНСКОГО ПОЛУОСТРОВА, ЗАПАДНОСИБИРСКАЯ АРКТИКА)

M. P. ANDREEV. THE LICHEN FLORA OF THE LOWER REACHES OF THE CHUGORIYAKHA RIVER (SOUTH-WESTERN PART OF THE GYDAN PENINSULA, WEST SIBERIAN ARCTIC)

Приведен первый для Гыданского п-ова список локальной флоры лишайников, в котором насчитывается 167 видов и 2 подвида, принадлежащих к 63 родам, а также 7 грибов, паразитирующих на лишайниках, принадлежащих к 6 родам. Впервые указываются для Гыданского п-ова 162 вида, для Западносибирской Арктики — 73 вида, для России — 5 видов (*Buellia ocellata, Dactylospora deminuta, Geltingia stereocaulorum, Hymenelia obtecta, H. pallida*). Приведены данные о распределении лишайников по типам субстратов и растительным группировкам.



Район исследований.

Черным кружком обозначено устье р. Чугорьяха.

Летом 1991 г. экспедиция Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) работала в юго-западной части Гыданского п-ова, в районе слияния Обской губы и Тазовской губы Карского моря (69° 07′ с. ш., 74° 40′ в. д.). Были изучены флора и растительность территории площадью около 80 км^2, расположенной между р. Чугорьяха в ее нижнем течении и берегом Тазовской губы (см. рисунок).

Рельеф обследованного района однообразный — мягкий, увалистый. Это плоская равнина с наибольшими высотами до 50 м над ур. м. Климат суровый: короткое холодное лето продолжается около 2, зима — около 7 месяцев. Открытая с севера и с юга равнина подвержена воздействию меридиональных воздушных потоков, что приводит к резким переходам от тепла к холоду. Среднемесячная температура воздуха в июле—августе +10—11 °С, в отдельные дни она достигает +27—30 °С, а при вторжении арктических воздушных масс понижается до —6 °С. Среднемесячная температура января —26 °С. Влажность воздуха большая в течение всего года. Годовое количество осадков 300—350 мм, причем больше всего их выпадает с июля по сентябрь (Симонов, 1977). Обследованная территория находится в северной части подзоны южных гипоарктических тундр. Бóльшую часть ее занимают травяно-кустарничковые моховолишайниковые тундры на плоских вершинах и пологих склонах увалов, пойменные ивняки и моховые болота. Древесная растительность и скальные выходы полностью отсутствуют (Жадринская, 1977).

Во время экспедиции была собрана коллекция лишайников. Сборы, в том числе и для геоботанических описаний, производились во всех основных местообитаниях. В сборах преобладают напочвенные виды, собранные в мохово-лишайниковой дернине и на пятнах голого грунта, — кустистые, листоватые и накипные лишайники. Эпифитные виды встречены на карликовой березке, кустах ивы и ольхи. На сухой древесине хальмеров (ненецких могильных сооружений) и плавника, разбросанного по берегам, собраны эпиксильные виды. Эпилитные лишайники встречены на щебне и отдельных камнях, вынесенных на поверхность почвы в результате мерзлотного пучения, или в местах выдувания песка ветром.

Результатом обработки коллекции является приводимый далее список, в котором насчитывается 167 видов и 2 подвида лишайников, принадлежащих к 63 родам, а также 7 видов грибов, паразитирующих на лишайниках, принадлежащих к 6 родам.

Ранее для Гыданского п-ова были известны 19 видов лишайников (Schmidt, 1872), для о-ва Шокальского, являющегося северным продолжением Гыданского п-ова (см. рисунок), приводилось 56 видов (Андреев и др., 1987), из них 46 встречены в районе р. Чугорьяха. Публикуемый список является первым для Гыданского п-ова описанием выявленной локальной флоры лишайников и одной из немногих лихенофлор, изученных на севере Западной Сибири (Го-

родков, 1932, 1944; Андреев, 1982, 1984). Впервые для Гыданского п-ова указываются 162 вида, в том числе для всей Западносибирской Арктики — 73 вида. Таким образом, в общем списке лишайников Западносибирской Арктики насчитывается 228 таксонов. Виды *Buellia ocellata*, *Dactylospora deminuta*, *Geltingia stereocaulorum*, *Hymenelia obtecta* и *H. pallida* являются новыми для России. Звездочкой в списке отмечены виды грибов, паразитирующих на лишайниках.

**Abrothallus bertianus* DeNot. На крутом луговом склоне. Паризитирует на *Parmelia omphalodes*. Споры 11—16 × 3.2—5.5 мкм.

Acarospora smaragdula (Wahlenb. in Ach.) Massal. На щебне и камнях. Слоевище от K краснеет.

A. veronensis Massal. На щебне и камнях.

Alectoria nigricans (Ach.) Nyl. Встречен многократно в различных типах тундр на супесчаных и песчаных водоразделах, в моховой дернине и на пятнах голого грунта.

A. ochroleuca (Hoffm.) Massal. Встречен многократно в различных типах тундр на супесях и песках, чаще встречается на пятнах голого грунта, в моховых и редкотравных тундрах.

Arctocetraria andrejevii (Oxn.) Kärnef. et Thell in Kärnef., Mattsson et Thell (=*Cetraria andrejevii* Oxn.). В разнотравно-кустарничково-мохово-лишайниковых пятнистых тундрах на песках и суглинках.

Arthopyrenia lapponina Anzi (=*A. fallax* (Nyl.) Arnold). На коре *Salix glauca* в различных местообитаниях.

Arthrorhaphis citrinella (Ach.) Poelt var. *alpina* (Schaer.) Poelt. На вершине увала в осоково-кустарничково-лишайниковой бугристой тундре на суглинке и на луговом склоне. На почве.

Asahinea chrysantha (Tuck.) C. Culb. et W. Culb. В кустарничково-моховолишайниковых тундрах на вершинах увалов на песках и супесях, иногда на пятнах голого грунта.

Aspicilia subradians (Nyl.) Hue (=*A. stygioplaca* (Nyl.) Hue). На щебне и камнях. Слоевище серое, радиальное, от K желтеет, позднее краснеет, споры 19—22 × 11 мкм. Ранее отмечался в Швеции и на Аляске, в России — в заливе Св. Лаврентия на Чукотке.

Baeomyces carneus Flk. На луговых склонах и на пятнах голого грунта в различных типах тундр.

B. placophyllus Ach. На пятнах голого грунта в нивальных луговинах и тундрах.

B. roseus Pers. (=*Dibaeis baeomyces* (L. fil.) Rambold et Hertel). На зарастающих пятнах голого грунта в кустарничково-моховых и кустарничково-лишайниковых тундрах на суглинках и супесях.

Biatora helvola Körb. ex Hellb. На веточках *Ledum decumbens* и коре березки и ольхи. Апотеции желтые, 0.2—0.3 мм в диам., споры 8—11 × 4—5.5 мм.

B. vernalis (L.) Fr. (=*Lecidea vernalis* Ach.). В моховых луговинах и редкотравных нивальных тундрах. На мхах. Слоевище светлое, тонкое, споры 11—14 × 4—5 мкм.

Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnef. (=*Cornicularia divergens* Ach.). Встречен многократно в различных типах тундр, преимущественно на песках.

Bryonora castanea (Hepp) Poelt (=*Lecanora castanea* (Hepp) Th. Fr.). В редкотравной нивальной тундре под кустами ивы.

Bryoria chalybeiformis (L.) Brodo et D. Hawksw. На мхах на зарастающем суглинистом пятне в мохово-лишайниково-кустарничковой бугристой тундре и на веточке *Ledum decumbens* на крутом луговом склоне.

B. nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw. В различных типах тундр, довольно часто.

B. simplicior (Vain.) Brodo et D. Hawksw. На коре березки и на сухой древесине в различных местообитаниях.

Buellia aethalea (Ach.) Th. Fr. (=*B. discoensis* Lynge). На щебне и камнях. Слоевище дисперсное, серое, развивается только вокруг апотециев, от J синеет, кора от K краснеет, образуются кристаллы, апотеции погруженные, аспицилиевого типа.

B. disciformis (Fr.) Mudd. На растительных остатках и сухой древесине. Споры 22—25 × 8—11 мкм.

B. ocellata (Flot.) Körb. (=*B. verruculosa* auct.). На щебне и камнях. Слоевище зеленовато-серое, развивается вокруг апотециев, от C краснеет, от J не изменяется, апотеции аспицилиевого типа, споры 15 × 7.5—8.6 мкм. Пионерный вид, широко распространенный в горах Европы и Сев. Америки (вост., зап.).

B. papillata (Sommerf.) Tuck. В разнотравно-ивково-дриадовой мохово-лишайниковой тундре на склоне увала и на луговом склоне. На растительных остатках. Споры 28—30 × 11 мкм.

B. punctata (Hoffm.) Massal. На сухой древесине, на растительных остатках, корешках, на коре ивки и *Ledum decumbens*.

B. vilis Th. Fr. На щебне и камнях. Циркумполярный бореальный вид.

Caloplaca ammiospila (Wahlenb. in Ach.) Oliv. (=*C. cinnamomea* (Th. Fr.) Oliv.). На сухой древесине и на коре *Salix glauca*.

C. borealis (Vain.) Poelt. На сухой древесине и на коре ивы, ольхи и березки.

C. caesiorufella (Nyl.) Zahlbr. На сухих веточках кустарников и на *Ledum decumbens* на крутом луговом склоне, в приморском болоте на березке.

C. cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. На мхах, сухой древесине и на растительных остатках, преимущественно на луговых склонах.

C. holocarpa (Hoffm. ex Ach.) Wade (=*C. lithophila* H. Magn.; *C. pyracea* (Ach.) Th. Fr.). На щебне, камнях и костях, а также на коре ивы в различных местообитаниях. Споры (11) 13.8—15 × 5.5—8.5 мкм.

C. jungermanniae (Vahl) Th. Fr. На растительных остатках на луговом склоне.

C. tirolensis Zahlbr. На растительных остатках на луговом склоне.

Candelariella athallina (Wedd.) DR. На щебне, камнях и костях. Споры 9.7 × 5.5 мкм.

Catapyrenium cinereum (Pers.) Körb. (=*Endopyrenium cinereum* (Pers.) Oxn.; *Dermatocarpon cinereum* (Pers.) Th. Fr.). На зарастающем песчаном пятне в мохово-лишайниково-кустарничковой тундре. Чешуйки с белым налетом, споры 25 × 5.5 мкм.

Cetraria aculeata (Schreb.) Fr. (=*Coelocaulon aculeatum* (Schreb.) Link; *Cornicularia aculeata* (Schreb.) Ach.). В сухих редкотравных группировках, на пятнах голого грунта, сусликовинах и у птичьих гнезд.

C. cucullata (Bellardi) Ach. Встречен многократно в различных типах тундр.

C. hepatizon (Ach.) Vain. В разнотравно-кустарничково-моховой нивальной тундре на крутом северном склоне.

C. inermis (Nyl.) Krog. На сухой древесине.

C. islandica (L.) Ach. Встречен многократно в различных типах тундр.

C. laevigata Rassad. Встречен многократно в различных типах тундр.

C. muricata (Ach.) Eckfeldt (=*Coelocaulon muricatum* (Ach.) Laundon; *Cornicularia muricata* (Ach.) Ach.). В разнотравно-ивково-дриадовой мохово-лишайниковой тундре на склоне увала.

C. nigricans Nyl. В кустарничково-мохово-лишайниковых пятнистых и бугристых тундрах, часто на суглинистых и супесчаных пятнах голого грунта.

C. nigricascens (Nyl. in Kihlman) Elenk. На березке.

C. nivalis (L.) Ach. В кустарничково-мохово-лишайниковых и кустарничково-моховых тундрах. Часто.

C. sepincola (Ehrh.) Ach. (=*Tuckermannopsis sepincola* (Ehrh.) Halle). На сухой древесине, на коре березки и ольхи.

Cetrariella delisei (Bory ex Schaer.) Kärnef. et Thell in Kärnef., Mattsson et Thell (=*Cetraria delisei* (Bory ex Schaer.) Nyl.). В кустарничково-лишайниково-моховых нивальных тундрах и на буграх в болоте.

Cladina arbuscula (Wallr.) Hale et W. Culb. Встречен многократно в различных типах тундр.

C. rangiferina (L.) Nyl. Встречен многократно в различных типах тундр.

Cladonia acuminata (Ach.) Norrl. in Norrl. et Nyl. (=*C. norrlinii* Vain.). В редкотравной нивальной тундре, под кустами ивы на крутом песчаном склоне. Найден небольшой фрагмент. Слоевище от P и K желтеет.

C. amaurocraea (Flk.) Schaer. Встречен многократно в различных типах тундр.

C. bacilliformis (Nyl.) Glück. На сухой древесине.

C. bellidiflora (Ach.) Schaer. В разнотравно-кустарничково-моховой нивальной тундре на крутом северном склоне.

C. cariosa (Ach.) Spreng. На луговом склоне и в кустарничково-лишайниковой пятнистой тундре.

C. cenotea (Ach.) Schaer. В кустарничково-моховой тундре на речной террасе.

C. cervicornis (Ach.) Flot. subsp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti (=*C. verticillata* (Hoffm.) Schaer.). В сухих редкотравных группировках, в кустарничково-лишайниковых и в нивальных тундрах.

C. chlorophaea (Flk. ex Sommerf.) Spreng. Встречен многократно в различных типах тундр.

C. coccifera (L.) Willd. Встречен многократно в различных типах тундр.

C. cornuta (L.) Hoffm. В осоково-кустарничково-моховых и ерниково-ивково-моховых тундрах на террасах, шлейфах и склонах холмов. Часто.

C. crispata (Ach.) Flot. В кустарничково-лишайниковых и кустарничково-моховых тундрах на песках и суглинках.

C. cyanipes (Sommerf.) Nyl. В ивняках, ерниках, осоково-кустарничково-моховых тундрах и на торфяных буграх на болотах.

C. deformis (L.) Hoffm. В разнотравно-кустарничково-моховых тундрах и в нивальных луговинах.

C. ecmocyna Leight. В нивальной ерниково-кустарничково-моховой тундре и на торфяном бугре на болоте.

C. glauca Flk. В разнотравно-кустарничково-моховой тундре на речной террасе.

C. gracilis (L.) Willd. В ерниково-сфагновой тундре на гряде в болоте.

C. macroceras (Delise) Hav. Встречен многократно в различных типах тундр.

C. pleurota (Flk.) Schaer. В мохово-лишайниковых, кочкарных, пятнистых и бугристых, полигонально-трещиноватых и нивальных тундрах.

C. pyxidata (L.) Hoffm. На супесчаных и суглинистых пятнах в кустарничково-мохово-лишайниковых пятнистых и бугристых тундрах, в ивняках и в нивальных луговинах.

C. squamosa Hoffm. В кочкарных и пятнистых тундрах, в нивальных луговинах и на болотах.

C. stricta (Nyl.) Nyl. (=*C. lepidota* auct.). В кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах и на суглинистом пятне.

C. subulata (L.) Weber ex Wigg. В разнотравно-кустарничково-моховых тундрах.

C. uncialis (L.) Weber ex Wigg. В кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах на песках и суглинках. Часто.

Dactylina arctica (Richardson) Nyl. Встречен многократно в различных типах тундр.

**Dactylospora deminuta* (Th. Fr.) Triebel. На луговом склоне. Паразитирует на слоевище *Ochrolechia*. Споры темные, с 5—7 поперечными перегородками, 17—20 × 5.4 мкм. Известен в Норвегии, Швеции, Австрии и на Шпицбергене.

**Dactylospora* sp. На пятне в ерниково-осоковой тундре. Паразитирует на *Lecanora epibryon*. Споры с 3 перегородками, 13—16 × 4—5 мкм. Вероятно, новый вид, близкий к *D. deminuta*.

Epilichen scabrosus (Ach.) Clem. (=*Buellia scabrosa* (Ach.) Massal.). На луговых склонах на пятнах голого грунта. Паразитирует на видах рода *Baeomyces*.

Evernia mesomorpha Nyl. На сухой древесине.

**Geltingia stereocaulorum* Alstrup et D. Hawksw. На развеваемых песках и на луговом склоне. Паразитирует на *Stereocaulon arenarium* и *S. rivulorum*. Споры бесцветные, одноклеточные, узкие. 11—15 × 2.5—3 мкм. Известен только из Гренландии.

Hymenelia obtecta (Vain.) Poelt et Vezda (=*Aspicilia obtecta* (Vain.) Hav.). На щебне и камнях. Напоминает виды рода *Ionaspis*, но отличается наличием в эксципуле кокковых водорослей вместо *Trentepolia*. Эксципул с темным краем, споры 15—19 × 8—11.5 мкм. Был известен в Сев. Европе и в Альпах.

H. pallida Poelt. На щебне и камнях. Апотеции со светлым краем, споры 15—22 × 8—9 мкм. Известен в Вост. Альпах.

Hypogymnia physodes (L.) Nyl. На мхах и растительных остатках, на сухой древесине и на *Ledum decumbens*.

H. subobscura (Vain.) Poelt. В кустарничково-осоково-моховой пятнистой тундре на склоне песчаного увала и на луговых склонах. На мхах и растительных остатках.

Ionaspis arctica Lynge. На щебне и камнях.

Japewia tornoënsis (Nyl.) Tønsberg (=*Mycoblastus tornoënsis* (Nyl.) R. Anderson; *Lecidea tornoënsis* Nyl.). В различных типах тундр, преимущественно на пятнах голого грунта и на мхах. Споры 14—19 × 8—13 мкм.

Lecanora circumborealis Brodo et Vitik. (=*L. coilocarpa* (Ach.) Nyl.). На коре кустарников и на сухой древесине.

L. epibryon (Ach.) Ach. В кустарничково-мохово-лишайниковых пятнистых и бугристых тундрах на песчаных и суглинистых пятнах и на луговых склонах. На растительных остатках.

L. fuscescens (Sommerf.) Nyl. in Norrl. На коре ольхи и березки.

L. hypopta (Ach.) Vain. (=*Lecidea hypopta* Ach.). На коре ивы в ивняке на пойменной террасе и на растительных остатках на пятне голого грунта в кустарничково-мохово-лишайниковой тундре.

L. intricata (Ach.) Ach. На щебне и камнях.

L. polytropa (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh. На щебне и камнях.

L. subrugosa Nyl. На сухой древесине. Апотеции с извилистым, немного порошистым краем, споры 12—14 × 9—11 мкм. Известен в Европейской Арктике, на Урале, на плато Путорана (Вост. Сибирь), на Кавказе и в Сев. Америке.

L. symmicta (Ach.) Ach. (=*Biatora symmicta* (Ach.) Fr.; *Lecidea symmicta* (Ach.) Ach.). На сухой древесине, корешках и растительных остатках, на коре ивы и березки.

Lecidea alpestris Sommerf. На голом грунте развеваемых песков и на луговом склоне. Слоевище белое, от K слабо желтеет, гипотеций темный, споры 16.5—25 × 5.5—8.5 мкм.

L. plana (Lahm in Körb.) Nyl. На щебне совместно с *Lecanora polytropa* и *Buellia aethalea*. Гипотеций бесцветный, гимениальный слой около 40 мкм, споры 11—14 × 3.5—4.5 мкм.

L. ramulosa Th. Fr. Небольшой фрагмент слоевища. Гипотеций светлый, споры 9 × 3 мкм.

L. sublimosa Nyl. В различных типах тундр, преимущественно на песчаных и суглинистых пятнах и на мхах. Апотеции черные плоские, с хорошо выраженным краем, гимениальный слой 80—90 мкм, инсперсный, сине-зеленый, гипотеций бесцветный, споры (11) 14—19 (22) × (5.5) 8—9.5 мкм (более крупные, чем у *L. limosa*).

Lecidella euphorea (Flk.) Hertel in D. Hawksw., P. James et Coppins. На растительных остатках, на сухой древесине, коре ивы и ольхи.

L. wulfenii (Hepp) Körb. На песчаных пятнах, на мхах и растительных остатках на луговых склонах. Слоевище белое, от K слабо желтеет, от C становится оранжевым, гипотеций темный, гимениальный слой неинсперсный, около 90 мкм выс., споры 11—17 × 5.5—8 мкм.

Leciophysma finmarkicum Th. Fr. В сухой редкотравно-злаковой тундре на суглинистом оползне.

Leptogium saturninum (Dicks.) Nyl. На *Salix glauca* в пойменных ивняках.

Lobaria linita (Ach.) Rabenh. В разнотравной нивальной тундре на крутом северном склоне и в осоково-кустарничково-лишайниковой бугристой тундре на вершине увала.

Lopadium coralloideum (Nyl.) Lynge. На растительных остатках на пятнах голого грунта в редкотравных нивальных группировках и на луговых склонах.

L. pezizoideum (Ach.) Körb. На растительных остатках на пятнах голого грунта в различных типах тундр и на луговых склонах.

Megaspora verrucosa (Ach.) Hafellner et V. Wirth in V. Wirth (=*Pachyospora verrucosa* (Ach.) Massal.; *Lecanora verrucosa* (Ach.) Laurer; *Pertusaria freyi* Erichs.). На пятнах голого грунта в кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах.

Melanelia panniformis (Nyl.) Essl. (=*Parmelia panniformis* (Nyl.) Vain.). В разнотравно-ивково-дриадовой мохово-лишайниковой тундре на склоне увала.

M. septentrionalis (Lynge) Essl. (=*Parmelia septentrionalis* (Lynge) Ahti). На коре кустарников и на сухой древесине.

Micarea assimilata (Nyl.) Coppins (=*Lecidea assimilata* Nyl.). На мхах на пятне голого грунта в ерниково-осоковой тундре и в нивальной луговине. Слоевище оливково-серое, апотеции черные, гипотеций красно-коричневый, высокий, споры 11—15 × 4—7 мкм.

Mycobilimbia berengeriana (Massal.) Hafellner et V. Wirth in V. Wirth (=*Biatora berengeriana* (Massal.) Th. Fr.; *Lecidea berengeriana* (Massal.) Nyl.). На мхах и растительных остатках в редкотравной нивальной тундре и в ивняках. Слоевище светлое, толстое, зернистое, от P розовеет, гипотеций темный, споры 11—13 × 4—5.5 мкм.

Nephroma arcticum (L.) Torss. В кустарничково-моховых тундрах на склонах увалов на песках и суглинках.

N. expallidum (Nyl.) Nyl. В ивняках, кустарничково-осоково-моховых пятнистых тундрах и на луговых склонах.

Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold. На мхах и растительных остатках на пятне голого грунта в кустарничково-осоково-моховой тундре на склоне и в кустарничково-моховой тундре на гриве в болоте.

O. frigida (Sw.) Lynge. Встречен многократно в различных типах тундр. На мхах и растительных остатках.

O. frigida var. *gonatodes* (Ach.) Lynge. В кустарничково-лишайниковой тундре на сухом песчаном склоне. На растительных остатках.

O. inaequatula (Nyl.) Zahlbr. В пойменном болоте, в кочкарной и разнотравно-кустарничково-моховой тундре на пологом склоне холма. На мхах.

O. upsaliensis (L.) Massal. На растительных остатках на пятнах голого грунта в кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах и на луговом склоне.

Pannaria pezizoides (Web.) Trevis. На пятнах голого грунта в различных типах тундр.

Parmelia omphalodes (L.) Ach. В различных типах тундр. На почве и растительных остатках. Часто.

P. sulcata Taylor. На сухой древесине, коре ольхи и на веточках *Ledum decumbens.*

Parmeliopsis ambigua (Wulf.) Nyl. На коре березки и ольхи и на сухой древесине.

P. hyperopta (Ach.) Arnold. На коре березки и на сухой древесине.

Peltigera aphthosa (L.) Willd. Встречен многократно в различных типах тундр.

P. canina (L.) Willd. В нивальных и кустарничково-моховых тундрах.

P. didactyla (With.) Laundon (=*P. spuria* (Ach.) DC.). В сухих редкотравных группировках, на оползнях, остепненных склонах и пятнах голого грунта, в нивальных луговинах.

P. malacea (Ach.) Funck. В кустарничково-моховых нивальных тундрах.

P. neckeri Hepp ex Müll. Arg. (=*P. polydactyloides* auct.). В кустарничково-лишайниковых и кустарничково-моховых тундрах.

P. polydactyla (Neck.) Hoffm. В кочкарных, ерниковых и разнотравно-кустарничково-моховых тундрах.

P. praetextata (Flk. ex Sommerf.) Zopf. (=*P. subcanina* Gyeln.). В нивальном разнотравно-кустарничковом ивняке.

P. rufescens (Weiss) Humb. На остепненных и луговых склонах, в разнотравно-моховых нивальных луговинах.

P. scabrosa Th. Fr. Встречен многократно в различных типах тундр.

P. venosa (L.) Hoffm. На луговых склонах и пятнах голого грунта.

Pertusaria carneopallida (Nyl.) Anzi in Nyl. (=*P. protuberans* (Th. Fr.) Th. Fr.). На коре ольхи и березки.

P. bryontha (Ach.) Nyl. На растительных остатках в разнотравных сообществах луговых склонов и на пятнах голого грунта.

P. dactylina (Ach.) Nyl. На пятнах голого грунта в различных типах тундр.

P. geminipara (Th. Fr.) C. Knight ex Brodo (=*Ochrolechia geminipara* (Th. Fr.) Vain.). В нивальных тундрах и моховых луговинах. На мхах.

P. glomerata (Ach.) Schaer. На растительных остатках на пятнах голого грунта в кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах.

P. octomela (Norm.) Erichs. На растительных остатках (сухой древесине корешков) на сухом песчаном склоне.

P. panyrga (Ach.) Massal. На растительных остатках в различных типах тундр, часто на пятнах голого грунта.

P. pertusa (Weigel) Tuck. На растительных остатках в различных типах тундр.

P. sommerfeltii (Sommerf.) Fr. На *Salix glauca* в ивняках.

P. subdactylina Nyl. На пятнах голого грунта в кустарничково-мохово-лишайниковой тундре и на луговом склоне. Слоевище напоминает *P. panyrga*, но от К становится фиолетовым. Известен на Чукотке и Аляске.

P. trochiscea Norm. На мхах и растительных остатках в осоково-кустарничково-лишайниковой тундре и на луговом склоне.

Phaeophyscia constipata (Norrl. et Nyl.) Moberg. На луговом склоне.

Phaeorrhiza nimbosa (Fr.) Mayrhofer et Poelt (=*Rinodina nimbosa* (Fr.) Th. Fr.). На голом грунте в редкотравно-злаковой тундре на склоне оврага. Небольшой фрагмент, споры 17—19 × 8—11 км.

Physcia aipolia (Ehrh. ex Humb.) Fürnr. var. *alnophila* (Vain.) Lynge. На коре ивы *Salix glauca* в различных местообитаниях.

P. dubia (Hoffm.) Lettau. На кости. Слоевище соредиозное, кора от K желтеет, сердцевина не изменяется.

Physconia muscigena (Ach.) Poelt. На мхах на луговом склоне.

Placynthiella icmalea (Ach.) Coppins et P. James (=*Saccomorpha icmalea* (Ach.) Clauz. et Roux; *Biatora humosa* (Ehrh. ex Hoffm.) Arnold). В сухой редкотравно-злаковой тундре на оползне. На почве.

Polyblastia terrestris Th. Fr. На песке в разнотравно-ивково-дриадовой мохово-лишайниковой тундре на склоне увала. Споры муральные, бесцветные, 39—61 × 22—30 мкм. Циркумполярный арктоальпийский вид. Известен в Европейской и Сибирской Арктике.

Porpidia crustulata (Ach.) Hertel et Knoph in Hertel. На щебне и камнях.

Psoroma hypnorum (Vahl) Gray. В различных типах тундр. Часто.

Rhizocarpon cinereovirens (Müll. Arg.) Vain. На щебне и камнях. Споры бесцветные двуклеточные, 22 × 9 мкм, слоевище от J не изменяется, от K желтеет, позднее краснеет.

R. geographicum (L.) DC. На щебне и камнях.

R. lecanorinum Anders. На щебне и камнях. Споры 27—32 × 11—13 мкм.

R. polycarpum (Hepp) Th. Fr. На щебне и камнях. Слоевище серое, от J синеет, от K краснеет.

Rinodina archaea (Ach.) Arnold. На сухой древесине. Споры 19—22 × × 5—7—8.5 мкм.

R. cacuminum (Th. Fr.) Malme (nom. illegit.). На щебне и камнях.

R. septentrionalis Malme. На коре ивы и растительных остатках в различных местообитаниях. Известен в Фенноскандии, Сибири и на Аляске.

R. turfacea (Wahlenb.) Körb. На мхах, растительных остатках и на пятнах голого грунта в различных типах тундр, реже на коре кустарников и на луговых склонах на почве. Споры 25—33 × 10—14 мкм, гимениальный слой 120—150 мкм.

**Scutula stereocaulorum* (Anzi) Körb. (=*Lecidea stereocaulorum* Anzi). На развеваемых песках. Паразитирует на видах рода *Stereocaulon*.

Solorina crocea (L.) Ach. В различных типах тундр, обычно в нивальных, и на пятнах голого грунта.

S. saccata (L.) Ach. На песчаном пятне на луговом склоне.

Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain. Встречен многократно в различных типах тундр.

Stereocaulon alpinum Laurer. В различных типах тундр, чаще в нивальных и кустарничково-моховых.

S. arenarium (Savicz) Lamb. На песчаных пятнах в сухих редкотравных тундрах и на луговых склонах. Филлокладии от P желтеют.

S. glareosum (Savicz) H. Magn. На песке в сухой редкотравно-злаковой тундре на оползне.

S. paschale (L.) Hoffm. В кустарничково-осоково-моховой тундре на склоне увала.

S. rivulorum H. Magn. На песке и среди мхов в различных типах тундр, преимущественно в редкотравных и нивальных сообществах. Слоевище от P краснеет или желтеет.

**Stigmidium* sp. На щебне и камнях. Паразитирует на видах рода *Hymenelia*.

Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer. Встречен многократно в различных типах тундр.

T. vermicularis var. *subuliformis* (Ehrh.) Schaer. На зарастающих песчаных и суглинистых пятнах.

Tremolecia atrata (Ach.) Hertel. На щебне и камнях.

Usnea lapponica Vain. На сухой древесине и на веточках *Ledum decumbens*. Сердцевина от K не изменяется.

Varicellaria rhodocarpa (Körb.) Th. Fr. На коре березки и ольхи.

**Verrucaria microthelia* Wallr. (=*Guignardia microthelia* (Wallr.) Keissler in Rabenh.). На щебне и камнях. Паразитирует на видах рода *Acarospora*.

Vulpicida pinastri (Scop.) Mattsson et Lai (=*Cetraria pinastri* (Scop.) Gray.). На коре кустарников и на сухой древесине.

V. tilesii (Ach.) Mattsson et Lai (=*Cetraria tilesii* Ach.) В сухом редкотравно-злаковом сообществе на оползне.

На вершинах и пологих склонах водоразделов, на взлобках, гребнях холмов, в разнотравно-осоково-кустарничковых, кустарничково-осоково-пушицево-моховых, кустарничково-осоково-злаково-мохово-лишайниковых и прочих тундрах (пятнистых, крупнобугристых, бугристо-западинных, глыбисто-трещиноватых, трещиновато-бугорковатых), наиболее широко распространенных в районе, набор лишайников довольно однообразен. В мохово-лишайниковой дернине здесь встречаются наиболее обычные тундровые виды. Доминируют цетрарии и кладонии. Широко представлены виды родов *Peltigera*, *Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Stereocaulon*, *Sphaerophorus globosus*, *Alectoria ochroleuca* и др. Характерной особенностью подобных тундр является наличие многочисленных песчаных и суглинистых голых пятен, а также развеваемых песков, зарастающих по краям лишайниками и мхами. На пятнах доминируют виды родов *Baeomyces*, *Alectoria*, *Bryocaulon divergens*, *Cetraria aculeata*, *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis*, вместо ягелей преобладает *Cladonia pyxidata*. Много накипных лишайников: *Lecanora epibryon*, *Lecidea alpestris*, *L. sublimosa*, *Lecidella wulfenii*, виды родов *Lopadium*, *Pertusaria*, *Micarea assimilata*, *Ochrolechia upsaliensis*. Из пельтигер встречаются *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *P. didactyla*, *P. venosa*. На более поздних стадиях зарастания состав лишайников на пятнах уже не отличается от набора видов в окружающих сообществах.

На обдуваемых открытых северных склонах холмов встречаются фрагменты лишайниковых и кустарничково-лишайниковых тундр, по внешнему виду и видовому составу напоминающих горные лишайниковые тундры. Видовой состав здесь несколько обеднен по сравнению с типичными для района тундрами. Отсутствуют некоторые кладонии, большинство видов *Peltigera*, *Pertusaria*, *Rinodina*, *Stereocaulon*, многие обычные накипные лишайники.

В плоских лощинах на водоразделах, в воронках водосбора и на речных террасах распространены ерниковые, ерниково-ивковые моховые, кустарничково-осоково-моховые и лишайниково-моховые тундры. Разнообразие и обилие лишайников здесь невелики. В моховой дернине под березкой и ивкой встречаются пельтигеры, чаще других — *Peltigera scabrosa*, кроме того, *Nephroma arcticum*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *C. chlorophaea*, *C. cornuta*, *C. cyanipes*, *C. ecmocyna*, *C. macroceras*, *C. uncialis*, цетрарии — *Cetraria islandica*, *C. laevigata*. В нивальных разнотравных луговинах и в нивальных разнотравно-злаково-кустарничковых ивняках на склонах лощин встречаются только виды рода *Peltigera* — *P. aphthosa*, *P. scabrosa*, *P. canina*, а также *Stereocaulon rivulorum*, *S. alpinum*. Почти тот же набор видов в кустарничково-моховых тундрах на пологих шлейфах склонов холмов, добавляется лишь несколько видов кладоний.

Небогат видовой состав лишайников и в различных типах болот, расположенных в пойме и на речных террасах: *Cetraria islandica*, 5 видов кладоний, *Ochrolechia inaequatula* и *Psoroma hypnorum*. На торфяных буграх, гривках и разного рода повышениях в болотах разнообразие лишайников увеличивается за счет появления ряда обычных тундровых видов.

В разнотравных нивальных тундрах на крутых выпуклых северных склонах коренного берега повторяется в основном набор видов плакорных группировок, добавляются *Cetraria hepatizon*, *Cladonia bellidiflora*, *Mycobilimbia berengeriana*. Здесь же в ивняках отмечены *Cladonia cyanipes*, *C. pyxidata*, *Nephroma*

expallidum, *Peltigera rufescens*, *Stereocaulon rivulorum*. На крутых южных склонах в разнотравных остепненных сообществах встречаются *Bryocaulon divergens*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *C. aculeata*, кладины, отдельные виды кладоний и пельтигер, *Hypogymnia subobscura*, *Lecidella wulfenii*, *Nephroma expallidum*, *Parmelia omphalodes*, *Sphaerophorus globosus* и *Thamnolia vermicularis*. Велики разнообразие и обилие лишайников на теплых крутых луговых южных склонах холмов. Кроме обычных, широко распространенных видов, здесь встречается большое количество накипных лишайников, в частности из родов *Caloplaca*, *Buellia*, *Pertusaria*, *Ochrolechia*, *Peltigera didactyla*, *P. rufescens*, *P. venosa*, а также *Physconia muscigena* и *Stereocaulon arenarium*.

На вершинах бугров, около птичьих гнезд и нор сусликов, почти полностью исчезают цетрарии и кладонии, преобладают волосовидные алектории и бриории, *Cetraria aculeata*, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia omphalodes*, *Pertusaria glomerata*, пельтигеры, *Solorina crocea*, *Sphaerophorus globosus* и *Thamnolia vermicularis*. При этом выделяется особая группа лишайников, обитающих на растительных остатках. Это *Biatora vernalis*, *Buellia disciformis*, *Lecanora epibryon*, *L. symmicta*, *Lecidella euphorea*, *Lopadium coralloideum*, *L. pezizoideum*, *Mycobilimbia berengeriana*, *Pertusaria bryontha*, *P. glomerata*, *P. panyrga*, *P. pertusa*, *Rinodina turfacea*.

На эродированных крутых, слабо задерненных песчаных и суглинистых склонах — в оврагах и береговых ярах — в сухих редкотравно-злаковых сообществах встречаются *Baeomyces roseus*, *Cetraria cucullata*, *C. aculeata*, кладонии, *Lecidea sublimosa*, *Leciophysma finmarkicum*, *Peltigera didactyla*, *P. malacea*, *Phaeorrhiza nimbosa*, *Placynthiella icmalea*, *Psoroma hypnorum*, *Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon arenarium*, *S. glareosum*, *S. rivulorum*, *Vulpicida tilesii*. На эродированных склонах с влажными редкотравно-нивальными сообществами растут *Alectoria ochroleuca*, *Baeomyces placophyllus*, *Mycobilimbia berengeriana* и *Biatora vernalis*, *Bryocaulon divergens*, *Bryonora castanea*, *Cetraria islandica*, *Cladina arbuscula*, *Cladonia acuminata*, *C. chlorophaea*, *C. pyxidata*, *Lopadium coralloideum*, *Nephroma expallidum*, *Peltigera didactyla*, *Stereocaulon alpinum*.

Эпифитные виды лишайников были собраны на коре кустарников и кустарничков.

На коре ив встречаются *Arthopyrenia lapponina*, *Buelia punctata*, *Caloplaca ammiospila*, *C. borealis*, *C. holocarpa*, *Cetraria sepincola*, *Lecanora circumborealis*, *L. hypopta*, *L. symmicta*, *Lecidella euphorea*, *Leptogium saturninum*, *Melanelia septentrionalis*, *Pertusaria sommerfeltii*, *Physcia aipolia*, *Rinodina septentrionalis*, в основаниях стволов — иногда *Cladonia pyxidata*.

На коре ольхи растут *Biatora helvola*, *Caloplaca borealis*, *Cetraria sepincola*, *Lecanora circumborealis*, *L. fuscescens*, *Lecidella euphorea*, *Ochrolechia frigida*, *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis ambigua*, *Pertusaria carneopallida*, *Varicellaria rhodocarpa*, *Vulpicida pinastri*.

На березке обитают *Caloplaca caesiorufella*, *Cetraria nigricascens*, *C. sepincola*, *Lecanora circumborealis*, *L. symmicta*, *Ochrolechia frigida*, *Melanelia septentrionalis*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Pertusaria carneopallida*, *Rinodina turfacea*, *Varicellaria rhodocarpa*, *Vulpicida pinastri*.

На веточках багульника *Ledum decumbens* встречаются *Caloplaca caesiorufella*, *Biatora helvola*, *Bryocaulon divergens*, *Bryoria chalybeiformis*, *Buellia punctata*, *Hypogymnia physodes*, *Melanelia septentrionalis*, *Parmelia sulcata*, *Rinodina turfacea*, *Usnea lapponica*.

На плавнике и высохших обветренных досках хальмеров растут эпиксильные виды: *Bryoria simplicior*, *Buellia punctata*, *Caloplaca ammiospila*, *C. borealis*, *Cetraria cucullata*, *C. inermis*, *C. islandica*, *C. sepincola*, *Cladonia bacilliformis*, *C. macroceras*, *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora circumborealis*, *L. subrugosa*, *L. symmicta*, *Lecidella euphorea*, *Ochrolechia* aff.

frigida, *Melanelia septentrionalis*, *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Rinodina archaea*, *Usnea lapponica*, *Vulpicida pinastri.*

На сухих корешках кустарничков встречены *Bryocaulon divergens*, *Buellia disciformis*, *B. punctata*, *Caloplaca cerina*, *Parmelia omphalodes*, *Pertusaria glomerata*, *P. octomela*, *Rinodina septentrionalis*, *R. turfacea.*

На старых костях и оленьих рогах отмечены *Physcia dubia*, *Caloplaca holocarpa*, *Candelariella athallina*, *Buellia* sp., *Lecanora* sp.

Щебень и небольшие камни, вынесенные на поверхность почвы, покрыты *Acarospora smaragdula*, *A. veronensis*, *Aspicilia subradians*, *Buellia aethalea*, *B. ocellata*, *B. vilis*, *Caloplaca holocarpa*, *Candelariella athallina*, *Hymenelia obtecta*, *H. pallida*, *Lecanora intricata*, *L. polytropa*, *Lecidea plana*, *Porpidia crustulata*, *Rhizocarpon cinereovirens*, *R. geographicum*, *R. lecanorinum*, *R. poycarpum*, *Rinodina cacuminum*, *Tremolecia atrata.*

Видовой состав лишайников и уровень богатства изученной локальной флоры (150—200 видов) в целом типичны для равнинных территорий Западносибирского Севера (Андреев, 1984; Андреев и др., 1987), однако число видов здесь приблизительно вдвое меньше, чем в горных и лесотундровых районах Сибири.

Автор выражает глубокую признательность О. В. Ребристой и О. В. Хитун за организацию полевых исследований и помощь в подготовке настоящей статьи.

Автор благодарен Международному научному фонду за финансовую поддержку, позволившую завершить начатую работу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев М. П. Лишайники арктических тундр верховьев р. Тамбей (полуостров Ямал) // Нов. сист. низш. раст. 1982. Т. 19. С. 111—117.

Андреев М. П. Лишайники полуострова Ямал // Нов. сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 127—136.

Андреев М. П., *Добрыш А. А.*, *Ребристая О. В.* Лишайники островов Белый и Шокальского (Карское море) // Нов. сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 126—131.

Городков Б. Н. Почвы гыданской тундры // Тр. Полярной комиссии АН СССР. 1932. Вып. 7. С. 1—78.

Городков Б. Н. Тундры Обь-Енисейского водораздела // Сов. ботаника. 1944. № 3-5. С. 20—31.

Жадринская Н. Г. Растительный покров // Ямало-Гыданская область. Физико-географическая характеристика. Л., 1977. С. 198—225.

Симонов И. М. Климат // Ямало-Гыданская область. Физико-географическая характеристика. Л., 1977. С. 27—50.

Schmidt M. F. Wissenschaftliche Resultate der zur Aufsuchung eines angekundigten Mammuthcadavers von der k. Akademie der Wissenschaften an der unteren Jenissei ausgesandten Expedition // Mem. de l'Academie Imp. des Sciences de St. Petersbourg. VII serie. 1872. T. 18. N 1. S. 131—133.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 II 1994

SUMMARY

The area on the Gydan Peninsula near the mouth of Chugoriyakha River (69°07′ N, 74°40′ E, the subzone of southern hypoarctic tundra) was studied. The list of the local lichen flora on the Gydan Peninsula is given for the first time. 176 species of lichens and lichenicolous fungi are reported. 162 species are new for the peninsula, 73 — new for West Siberian Arctic. Five species (*Buellia ocellata*, *Dactylospora deminuta*, *Geltingia stereocaulorum*, *Hymenelia obtecta*, *H. pallida*) are new for Russia.

УДК 581.9(-922.1/.2)-32

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 8

А. Д. Потемкин

ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ НИЗОВЬЕВ РЕКИ ЧУГОРЬЯХА (ЮГО-ЗАПАДНАЯ ЧАСТЬ ГЫДАНСКОГО ПОЛУОСТРОВА, ЗАПАДНОСИБИРСКАЯ АРКТИКА)

A. D. POTEMKIN. THE LIVERWORTS OF THE LOWER REACHES OF THE CHUGORIYAKHA RIVER (SOUTH-WESTERN PART OF THE GYDAN PENINSULA, WEST SIBERIAN ARCTIC)

Приведены первые данные о печеночниках Гыданского п-ова, основанные на обработке сборов с территории низовьев р. Чугорьяха, расположенной в подзоне южных гипоарктических тундр. Во флористический список, достаточно обычный для Западносибирской Арктики, включено 47 видов, из которых наибольший интерес представляют *Barbilophozia hyperborea*, *Cryptocolea imbricata*, *Scapania curta* var. *grandiretis*, *S. zemliae* и *Tritomaria quinquedentata* var. *grandigemma*. Для каждого вида приведены число образцов, в которых он встречен, обилие, характерные местообитания и репродуктивное состояние.

Статья является первым сообщением о печеночных мхах Гыданского п-ова. Она основана на материалах небольшой коллекции (около 100 образцов), специально собранной И. В. Чернядьевой в ходе бриологического обследования низовьев р. Чугорьяха (69° 07′ с. ш., 74° 40′ в. д.). Район исследований расположен в подзоне южных гипоарктических тундр (Юрцев и др., 1978), характеризуется равнинным пологоувалистым рельефом и преимущественно кислыми почвами. Выходы каменисто-щебнистых пород отсутствуют.

В аннотированном списке печеночников низовьев р. Чугорьяха насчитывается 47 видов из 23 родов и 13 семейств. Виды расположены по системе, принятой Н. А. Константиновой с соавт. (1992). Для каждого вида приведены число образцов, в которых он встречен, обилие, характерные местообитания, а также наличие репродуктивных образований.

Сем. *Pelliaceae* Klinggr.

Pellia neesiana (Gott.) Limpr. Встречен 4 раза, пятнами на обнаженной песчаной почве по берегам рек и ручьев. Трижды отмечены женские растения, однажды — мужские.

Сем. *Blasiaceae* Klinggr.

Blasia pusilla L. Встречен 7 раз, пятнами, пучками и отдельными слоевищами на обнаженной песчаной почве по берегам рек и ручьев; обычно с выводковыми чешуйками.

Сем. *Aneuraceae* Klinggr.

Aneura pinguis (L.) Dum. Встречен 1 раз, отдельными слоевищами и пучками в моховой дернине на кочке в осоково-пушицево-моховом болоте.

Сем. *Trichocoleaceae* Nakai s. l.

Pseudolepicolea fryei (H. Perss.) Grolle et Ando. Встречен 2 раза, пучками и отдельными стеблями среди других мохообразных на кочках в осоково-пушицево-моховом и мохово-пушицевом болотах.

Blepharostoma trichophyllum (L.) Dum. var. *brevirete* Bryhn et Kaal. Встречена 8 раз, отдельными стеблями, пучками и пятнами среди других мохообразных в кустарничково-осоково-моховых тундрах, разнотравных нивальных груп-

пировках, разнотравной хвощевой луговине, на кочке в осоково-пушицево-моховом болоте, в западине мохового ерника.

В последнем местообитании отмечены растения крупноклетной формы неясного таксономического положения. Они имеют довольно крупные стебли, до 130 мкм в диам., коровые клетки 20—28 × 40—60 мкм, клетки оснований листовых сегментов 25—35 мкм шир., середины листовых сегментов 25—28 × × 30—45 мкм; листья и часто амфигастрии у них 4-лопастные. Подобные формы *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete* ранее не отмечались автором в азиатской Арктике, хотя R. Schuster и K. Damsholt (1974), характеризуя изменчивость вида, указывали на возможность развития его форм с еще более крупными клетками.

Сем. *Antheliaceae* Schust.

Anthelia juratzkana (Limpr.) Trev. Встречен 1 раз, отдельными стеблями на краю пятна в пятнистой кустарничково-осоково-моховой тундре.

Сем. *Jungermanniaceae* Reichenb s. l.

Barbilophozia hyperborea (Schust.) R. Stotl. et B. Stotl. ex Potemk. Встречен 1 раз, отдельными стеблями на обнаженной почве в западине разнотравно-кустарничковой тундры в верхней части крутого склона.

B. kunzeana (Hueb.) K. Muell. Встречен 9 раз, отдельными стеблями, пучками и пятнами в моховых дернинах в сфагновых и моховом ерниках, различных типах кустарничковых тундр, осоково-моховом и мохово-пушицевом болотах; часто с выводковыми почками.

B. binsteadii (Kaal.) Loeske. Встречен 12 раз, пучками, пятнами и отдельными стеблями в моховых дернинах в кустарничково-осоково-моховых и кустарничково-пушицево-моховой тундрах, в сфагновом и моховых ерниках; трижды — с выводковыми почками.

B. barbata (Schmid. ex Schreb.) Loeske. Встречен 1 раз, отдельными стеблями в моховой дернине в разнотравном ивняке.

Lophozia opacifolia Culm. ex Meyl. Встречен 2 раза, пятнами на обнаженной почве в разнотравных ивняках; с выводковыми почками, однажды — с периантиями.

L. excisa (Dicks.) Dum. Встречен 2 раза, пятнами и отдельными стеблями на обнаженной почве в западинке разнотравно-кустарничковой тундры в верхней части крутого склона и в разнотравном ивняке; с выводковыми почками, однажды — со спороношением.

L. jurensis Meyl. ex K. Muell. Встречен 2 раза, пучками и отдельными стеблями в моховых дернинах в моховом ернике и бугорково-трещиноватой кустарничково-осоково-моховой тундре. С периантиями. Однажды встречены мужские растения. Вид представлен в сборах двудомными и однодомными формами.

L. ventricosa (Dicks.) Dum. s. l. (incl. *L. confertifolia* Schiffn. = *L. groenlandica* (Nees) Macoun sensu Schljak. 1980, excl. *L. heteromorpha* Schust. et Damsh.). Встречен 11 раз, отдельными стеблями, пучками и пятнами, обычно в моховых дернинах, редко на слабо задерненной почве, в сфагновых и моховых ерниках, разнотравных ивняках, кустарничково-осоково-моховых тундрах, на кочке в пушицево-осоково-моховом болоте; обычно с выводковыми почками, однажды отмечены антеридиальные побеги.

До последнего времени в понимании *L. ventricosa* я следовал Р. Н. Шлякову (1980), рассматривая вид как хорошо очерченный бореальный таксон, не характерный для арктических районов. Сходные же с *L. ventricosa* арктические растения без масляных тел, отличающиеся от приводимого Шляковым (1980)

описания этого вида шириной брюшного сегмента или некоторыми другими признаками, относились к виду *L. groenlandica* sensu Schljak. (excl. *L. heteromorpha* Schust. et Damsh.), замененному позже Шляковым на *L. confertifolia* (Константинова и др., 1992).

В изученной коллекции у растений из некоторых образцов сохранились масляные тела с отчетливой срединной капелькой в количестве, характерном для *L. ventricosa* sensu Schljak. Однако некоторые из этих растений по своей морфологии не отличались от *L. groenlandica* sensu Schljak.: они имели широкий брюшной сегмент и довольно широкие листья с отчетливо выпуклым при основании брюшным краем и при отсутствии масляных тел были бы, несомненно, отнесены к этому виду. Эти факты наряду с данными Schuster (1969) свидетельствуют о необходимости объединения названных видов, что практикуется зарубежными гепатикологами. Включение *L. groenlandica* (*L. confertifolia*) в *L. ventricosa* позволяет с уверенностью определять последний вид sensu lato при отсутствии масляных тел. В противном случае точное определение становится возможным лишь при наличии масляных тел. Все прочие определения должны считаться сомнительными, поскольку остальные критерии *L. groenlandica* sensu Schljak. и *L. ventricosa* sensu Schljak. (форма листа, ширина брюшного сегмента, направление клеточных рядов и т. п.) существенно варьируют в зависимости от условий среды, а диапазоны их изменчивости перекрываются у обоих таксонов.

L. ventricosa var. *silvicola* (Buch) E. Jones. Встречена 2 раза, пучками в моховых дернинах в осоково-кустарничковой и кустарниково-осоково-моховой тундрах; с выводковыми почками.

L. longiflora (Nees) Schiffn. Встречен 4 раза, пучками и отдельными стеблями, реже пятнами в моховых дернинах в осоково-кустарничковой и кустарничково-пушицево-моховой кочкарной тундрах и в моховом ернике; однажды — с выводковыми почками, дважды — с массово развитыми периантиями.

Lophozia major (C. Jens.) Schljak. Встречен 3 раза, отдельными стеблями и пучками в моховых дернинах и на слабо задерненной почве; в разнотравных ивняках и западине мохового ерника; с выводковыми почками.

Gymnocolea inflata (Huds.) Dum. var. *acutiloba* (Schiffn.) A. Arn. Встречена 1 раз, отдельными стеблями и пучками в осоково-моховом болоте в дернине *Drepanocladus revolvens*. Отмечены антеридиальные побеги.

Клетки изученных растений несколько крупнее, чем отмечается для арктических форм разновидности (Potemkin, 1993): краевые клетки листа 19—25 × 20—30 мкм, срединные 17—31 × 20—35, в основании листа до 28 × × 45 мкм; дорсальные коровые клетки от (11) 17—20 × (30) 35—70 (80) до 25—28 (30) × 30—40 мкм.

Anastrophyllum minutum (Schreb.) Schust. Встречен 11 раз, пучками и отдельными стеблями, редко пятнами, в моховых дернинах, отдельными стеблями на слабо задерненных почвах; в различных типах кустарничково-осоково-моховых тундр, сфагновом ернике и разнотравной луговине; однажды — с выводковыми почками, дважды — с периантиями.

Tritomaria exsectiformis (Breidl.) Schiffn. ex Loeske. Встречен 1 раз, отдельными стеблями и пучками в низкой моховой дернине в западине сфагнового ерника; с выводковыми почками.

T. scitula (Tayl.) Joerg. Встречен 1 раз, отдельными стеблями и пучками на слабо задерненной почве в западине разнотравной луговины на вершине увала; с выводковыми почками.

T. quinquedentata (Huds.) Buch. var. *quinquedentata*. Встречена 12 раз, отдельными стеблями, пятнами и пучками в моховых дернинах, редко на влажных слабо задерненных почвах, в различных типах кустарничково-осоково-моховых тундр, разнотравных ивняках, сфагновом ернике, разнотравной

нивальной группировке и на разнотравной луговине; однажды — с ювенильными периантиями.

T. quinquedentata f. *gracilis* Schust. Встречена 7 раз, пятнами и пучками на обнаженной и слабо задерненной почве, однажды — в переувлажненной моховой дернине; в разнотравных ивняках, осоково-мохово-ивковой нивальной и разнотравной луговинах; однажды — с многочисленными антеридиальными побегами.

На обнаженной почве в разнотравном ивняке наряду с побегами типичных растений f. *gracilis* отмечены и очень мелкие побеги (400—500 мкм шир. и около 2 мм дл.), очевидно, относящиеся к этой же форме вида. Листья у них симметричные, с полукруглыми вырезками и шиловидными лопастями; вентральная лопасть нередко короче срединной и может быть равна ей по ширине, а иногда длиннее и шире. Помимо 3-лопастных встречаются отдельные 2-лопастные листья.

T. quinquedentata var. *grandigemma* Potemk. Встречена 3 раза, пучками и отдельными стеблями на слабо задерненной почве и в моховой дернине в сфагновом и моховом ерниках; с выводковыми почками, однажды — с периантиями.

Jungermannia cf. *confertissima* Nees. Встречен 1 раз, единичными стеблями на слабо задерненной почве в западине разнотравной луговины. Малочисленность и стерильность изученных растений не позволяют сделать более точное их определение.

J. sphaerocarpa Hook. var. *nana* (Nees) Frye et Clark. Встречена 3 раза, пучками и отдельными стеблями на слабо задерненной супеси по берегу реки; с периантиями и спороношением.

J. hyalina Lyell. Встречен 3 раза, пучками и пятнами на слабо задерненной супеси по берегу реки и на обнаженном песчанике приречной террасы; однажды отмечены единичные антеридиальные побеги.

Nardia geoscyphus (De Not.) Lindb. Встречен 5 раз, пучками и отдельными стеблями на обнаженных влажных супесях и суглинках, на слабо задерненной почве по берегам рек, в разнотравной нивальной группировке и разреженном ивняке; обычно с периантиями, однажды — со спороношением.

Cryptocolea imbricata Schust. Встречен 1 раз, отдельными стеблями в моховой дернине на кочке в осоково-пушицево-моховом болоте, в смеси с *Odontoschisma macounii*, *Cephalozia pleniceps*, *Aneura pinquis*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Paludella squarrosa*, *Sphagnum* sp. и др.; с периантиями.

Сем. *Gymnomitriaceae* Klinggr.

Gymnomitrion corallioides Nees. Встречен 1 раз, пучками на обнаженном песке песчаного холма.

Сем. *Scapaniaceae* Migula

Scapania obcordata (Berggr.) S. Arn. Встречен 1 раз, отдельными стеблями на слабо задерненном суглинке в западине разреженного ивняка; с выводковыми почками.

S. zemliae S. Arn. Встречен 1 раз, отдельными стеблями на слабо задерненной почве в западине разнотравной луговины; с выводковыми почками.

S. curta (Mart.) Dum. var. *grandiretis* Schust. Встречена 3 раза, отдельными стеблями, пучками и пятнами на слабо зедерненной почве по берегу реки и в приречном разнотравном ивняке; с выводковыми почками.

S. scandica (H. Arn. et Buch) Macv. Встречен 1 раз, пучками на слабо задерненной почве в западине кустарничковой тундры на вершине водораздела.

S. irrigua (Nees) Nees. Встречен 3 раза, пятнами среди осоки на песке берегового оползня и в моховой дернине пойменного разнотравного ивняка на берегу ручья; однажды — с антериальными побегами.

S. hyperborea Joerg. Встречен 3 раза, пучками и отдельными стеблями в моховых дернинах на кочках в осоково-моховых болотах и в разнотравном ивняке.

S. paludicola Loeske et K. Muell. var. *rotundiloba* Schust. Встречена 3 раза, отдельными стеблями и пучками в моховых дернинах, в воде в западинах сфагнового ерника и на кочке в кустарничковой тундре на вершине увала.

S. subalpina (Nees ex Lindenb.) Dum. Встречен 1 раз, отдельными стеблями и пучками в моховой дернине на супеси по берегу реки; с выводковыми почками.

Растения мелкие, около 5 мм дл., по размерам, характеру вторичной пигментации, спорадическому наличию зубцов и более или менее выраженного бордюра по краю листа напоминают *S. curta*, от которого отличаются длинным брюшным низбеганием и формой листа.

Сем. *Geocalycaceae* Klinggr.

Chiloscyphus minor (Nees) Engel et Schust. Встречен 2 раза, пятнами на слабо задерненной почве в разнотравных ивняках; с немногочисленными выводковыми почками, иногда без них, однажды — с неоплодотворенными архегониями.

Сем. *Cephaloziaceae* Migula

Pleurocladula albescens (Hook.) Grolle. Встречен 1 раз, отдельными стеблями и пучками в моховой дернине в осоково-моховом болоте.

Cephalozia bicuspidata (L.) Dum. Встречен 6 раз, пучками и отдельными стеблями в моховых дернинах и на слабо задерненной почве в мохово-пушицевом и осоково-пушицево-моховом болотах, сфагновом ернике, разнотравном ивняке, кустарничковой тундре и на слабо задерненной супеси по берегу реки.

C. pleniceps (Aust.) Lindb. Встречен 4 раза, пятнами и пучками на слабо задерненной почве и в моховых дернинах в разнотравной нивальной группировке, в разреженном ивняке, на кочке в осоково-пушицево-моховом болоте и на берегу реки; с периантиями.

Odontoschisma elongatum (Lindb.) Evans. Встречен 1 раз, отдельными стеблями в дернине *Drepanocladus revolvens* в осоково-моховом болоте.

Отмечено существенное уменьшение размеров угловых утолщений клеточных стенок листьев при их интенсивной темно-бурой пигментации, что не характерно для вида.

O. macounii (Aust.) Und. Встречен 1 раз, пучками и пятнами в моховой дернине на кочке в осоково-пушицево-моховом болоте; с многочисленными периантиями.

Сем. *Cephaloziellaceae* Douin

Cephaloziella subdentata Warnst. Встречен 1 раз, отдельными стеблями и пучками на кочке в осоково-пушицево-моховом болоте, большей частью под слоевищами *Aneura pinguis* и в смеси с *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Sphagnum* sp., *Pseudolepicolea fryei*, *Odontoschisma macounii* и др.

C. arctica Bryhn et Douin. Встречен 3 раза, отдельными стеблями и пучками в моховых дернинах и на слабо задерненной почве, на краю пятна в пятнистой кустарничково-осоково-моховой тундре, на бугорке в кустарничковой тундре на вершние увала, в осоково-моховом болоте; однажды — с периантиями.

C. grimsulana (Jack ex Gott. et Rabenh.) Lacout. Встречен 3 раза, пучками, пятнами и отдельными стеблями на слабо задерненной почве в травяно-кус-

тарничковых тундрах и на разнотравной луговине; по 1 разу отмечены растения с выводковыми почками и периантиями.

C. uncinata Schust. Встречен 2 раза, отдельными стеблями в моховых дернинах, во влажной западине сфагнового ерника и в моховом ернике.

Сем. *Ptilidiaceae* Klinggr.

Ptilidium ciliare (L.) Hampe. Встречен 9 раз, пучками и отдельными стеблями в моховых дернинах в различных типах кустарничково-моховых тундр, в травяно-кустарничковой пятнистой тундре, на кочке в осоково-моховом болоте.

Сем. *Marchantiaceae* (Bisch.) Lindley

Marchantia polymorpha L. Встречен 3 раза, пучками и пятнами на слабо задерненной и обнаженной почве в разнотравных ивняках и на осоково-мохово-ивковой нивальной луговине; с выводковыми телами, мужскими и женскими подставками.

Видовой состав печеночных мхов низовьев р. Чугорьяха обычен для Западносибирской Арктики. Подавляющее большинство видов (43) относится к порядку юнгерманниевых (*Jungermanniales*), метцгериевые печеночники (*Metzgeriales*) представлены 3 видами, а маршантиевые (*Marchantiales*) — 1. Практически все печеночники, отмеченные в данном районе, известны с п-ова Ямал (Potemkin, 1993). Исключение составляет вид *Scapania subalpina*, не встреченный на полуострове, но указывавшийся А. Л. Жуковой (Жукова, Ребристая, 1987) для его северной оконечности — о-ва Белого. Спектр ведущих семейств достаточно типичен для арктических флор: по числу видов на первом месте находится сем. *Jungermanniaceae* s. l. (20 видов), затем следуют семейства *Scapaniaceae* (8), *Cephaloziaceae* (5) и *Cephaloziellaceae* (4 вида). Обращают на себя внимание бедная видовая представленность сем. *Gymnomitriaceae* и отсутствие видов типового подрода рода *Chiloscyphus* (сем. *Geocalycaceae*).

Несмотря на сходство видового состава с флорой п-ова Ямал, наблюдаются различия в экологическом поведении и репродуктивном состоянии отдельных видов. Так, кальцефильные виды *Cryptocolea imbricata* и *Odontoschisma macounii*, встречающиеся на п-ове Ямал на слабо задерненных почвах, преимущественно на пятнах в пятнистых тундрах, на Гыданском п-ове были собраны на кочке в осоково-пушицево-моховом болоте, при этом *O. macounii* — с многочисленными периантиями, не отмечавшимися для ямальских растений. У гыданских растений *Barbilophozia kunzeana* часто развиваются выводковые почки, редкие у растений этого вида с п-ова Ямал. Характерной чертой *Chiloscyphus minor* является обильное образование выводковых почек при подавленности полового процесса. У изученных же растений почкование необильно и, кроме того, были обнаружены неоплодотворенные архегонии.

В заключение выражаю благодарность И. В. Чернядьевой за предоставленные материалы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жукова А. Л., Ребристая О. В. К флоре печеночных мхов острова Белого (Карское море) // Нов. сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 208—213.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 87—127.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 3. Печеночники: Лофозиевые—Мезоптихиевые. Л., 1980. 188 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—67.

Potemkin A. D. The *Hepaticae* of the Yamal Peninsula, West Siberian Arctic // Arctoa. 1993. Vol. 2. P. 57—101.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian. Vol. 2. N. Y.—London, 1969. 1062 p.

Schuster R. M., Damsholt K. The *Hepaticae* of West Greenland from ca. 66° N to 72° N // Meddel. Groenl. 1974. Bd 199. H. 1. S. 1—373.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 II 1994

SUMMARY

The annotated list of 47 liverwort species from the Gydan Peninsula is presented. It is the first data on the Hepaticae of the peninsula. The list is based on the study of about 100 speciments collected by I. V. Czernyadjeva in lower reaches of Chugoriyakha River (69° 07′ N; 74° 40′ E, subzone of southern hypoarctic tundras). These species are rather common for West Siberian Arctic. Data of their frequency, abundance, habitats and reproduction as well as taxanomic comments for some of the species are provided. The taxa of particular interest are *Barbilophozia hyperborea*, *Cryptocolea imbricata*, *Scapania curta* var. *grandiretis*, *S. zemliae*, and *Tritomaria quinquedentata* var. *grandigemma*. Specificity of ecological behavior and reproductive state of some species in comparison with those in the Yamal Peninsula are mentioned.

УДК 581.9(-922.1/.2)-

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 8

И. В. Чернядьева

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ НИЗОВЬЕВ РЕКИ ЧУГОРЬЯХА (ЮГО-ЗАПАДНАЯ ЧАСТЬ ГЫДАНСКОГО ПОЛУОСТРОВА, ЗАПАДНОСИБИРСКАЯ АРКТИКА)

I. V. CZERNYADJEVA. MOSSES OF THE LOWER REACHES OF THE CHUGORIYAKHA RIVER (SOUTH-WESTERN PART OF THE GYDAN PENINSULA, WEST SIBERIAN ARCTIC)

Изучен видовой состав бриофлоры в низовьях р. Чугорьяха (Гыданский п-ов). В аннотированный список включено 138 видов листостебельных мхов, относящихся к 54 родам и 21 семейству.

Гыданский п-ов в бриологическом отношении изучен крайне слабо, специальных бриологических исследований здесь не проводилось. В настоящее время для Гыданского п-ова известны 43 вида наиболее широко распространенных листостебельных мхов, приведенных в «Определителе листостебельных мхов Арктики СССР» (Абрамова и др., 1961) и в геоботанических работах (Сочава, Городков, 1956; Жадринская, 1977; Мельцер, 1985). В представленном далее списке отсутствуют виды *Sphagnum lindbergii* Lindb., *S. majus* (Russ.) C. Jens., *S. orientale* Sav.-Ljub., *S. russowii* Warnst., *Orthothecium rufescens* (Brid.) B. S. G.

В данную статью включены результаты обработки коллекции листостебельных мхов (около 800 образцов), собранных автором в июле 1991 г. в низовьях р. Чугорьяха на Гыданском п-ове (68°07′ с. ш., 74°40′ в. д.). Площадь исследований равна приблизительно 80 км^2.

Территория представляет собой плоскую пологоувалистую равнину с реками, неглубокими лощинами и заболоченную низменность, прилегающую к Тазовской губе. Средние высоты равнины составляют 20—40 (до 50) м над ур. м. Здесь распространены кислые суглинистые и песчаные почвы, каменисто-щебнистые выходы пород практически отсутствуют.

Район исследований расположен в северной части подзоны южных гипоарктических тундр. На плоских вершинах увалов и на пологих склонах, сложенных суглинками, распространены кочкарные пушицевые тундры, на дренированных песчаных и супесчаных почвах — различные варианты (осоково)-кустарничково-моховых и кустарничково-лишайниковых тундр. Склоны лощин и долины рек покрыты разнотравными и моховыми ивняками и ерниками. У подножия склонов часто встречаются нивальные луговины. По днищу лощин расположены кустарничково-моховые и осоково-моховые болота. Низменность, прилегающая к Тазовской губе, занята различными вариантами гомогенных, сильно обводненных (травяно)-осоково-пушицево-моховых и полигонально-валиковых болот. Для высоких коренных берегов Тазовской губы характерны разнотравные луговины.

В приведенном далее аннотированном списке листостебельных мхов номенклатура дана в соответствии со списками мохообразных Финляндии (Koponen et al., 1977) и Северной Америки (Anderson et al., 1990). Для каждого вида указаны основные типы местообитаний, наличие спорогонов, встречаемость, в отдельных случаях приведены субстрат и сопутствующие виды. Для ценотически значимых видов отмечено обилие. Для очень редких видов перечислены все местонахождения с указанием номера образца или номера геоботанического описания, или даты сбора. Встречаемость видов определена по 4-балльной шкале: редко — вид встречен 1—5 раз; встречается спорадически — 6—10 раз; нередко — 11—25 раз; широко распространен — более 25 раз.

Sphagnaceae

Sphagnum angustifolium (Russ.) C. Jens. На сабельниково-осоково-сфагновом болоте по берегу стоячего озерца, в смеси с *S. warnstorfii, S. squarrosum*, № 26. Редко.

S. aongstroemii Hartm. В моховых, лишайниково-мохово-кустарничковых и сфагново-ерниковых тундрах, в кустарничково-осоковых болотах. Встречается спорадически.

S. balticum (Russ.) C. Jens. В сфагново-ерниковых, лишайниково-мохово-кустарничковых и кочкарных кустарничково-пушицевых тундрах, в кустарничково-моховых и осоково-моховых болотах. Нередко.

S. capillifolium (Ehrh.) Hedw. В кустарничково-моховых тундрах, в осоково-моховом болоте. Сопутствующие виды — *S. fimbriatum, S. teres.* Редко.

S. fimbriatum Wils. В пушицево-осоково-моховых, осоково-моховых и кустарничково-моховых болотах. Нередко.

S. girgensohnii Russ. В кустарничково-осоково-моховых, ерниково-осоково-моховых и сфагново-ерниковых тундрах, в кустарничково-моховых и кустарничково-осоково-моховых болотах. Преимущественно в мочажинах и понижениях. Нередко.

S. imbricatum Russ. По берегу стоячего озерца; вид образует на воде небольшую сплавину, около 1.5 м в диам., № 75. Редко.

S. lenense H. Lindb. В понижениях и западинках сфагново-ерниковых, кустарничково-моховых и осоково-моховых тундр, в кустарничково-осоково-моховых болотах. Встречается спорадически.

S. obtusum Warnst. В сфагновом болотце по берегу стоячего озерца, примесь к *S. squarrosum*, № 25. Редко.

S. riparium Aongstr. В пушицево-осоково-моховом и осоково-моховом болотах, в воде по берегу стоячего озерца. Редко.

S. rubellum Wils. В мохово-ерниковых, кочкарных кустарничково-пушицевых и кустарничково-моховых тундрах, в кустарничково-осоковых, осоково-моховых и кустарничково-моховых болотах. Нередко.

S. squarrosum Crome. В болотах различных типов, на заболоченных участках в тундрах, на берегах стоячих озер. Широко распространен, обилен.

S. teres (Schimp.) Aongstr. В кустарничково-моховых и сфагново-ерниковых тундрах, в осоково-моховых и осоково-пушицевых болотах. Встречается спорадически.

S. warnstorfii Russ. В сфагново-ерниковых тундрах, на берегах стоячих озер, в болотах различных типов. Нередко.

Polytrichaceae

Psilopilum cavifolium (Wils.) Hag. На обнаженном песке олуговевшего склона, № 35. Редко.

P. laevigatum (Wahlenb.) Lindb. На песке по берегу реки, в смеси с *Dicranella crispa*, № 49. Со спорогонами. Редко.

Pogonatum dentatum (Brid.) Brid. В западинке кустарничковой тундры, № 18. Редко.

P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv. На обнаженном песке обрывов и олуговевших склонов, на сухих взлобках разнотравного ивняка. Встречается спорадически.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm. В различных типах тундр, в разнотравных ивняках, на разнотравных и нивальных луговинах, кочках болот, на обнаженной почве по берегу реки, на береговых откосах и оползнях. Широко распространен.

P. longisetum (Brid.) G. S. Sm. На кочке осоково-мохового болота, № 60. На кочке пушицево-осоково-мохового болота, в смеси с *P. alpinum*, № 57. Редко.

Polytrichum commune Hedw. В различных типах ивняков, на разнотравных луговинах. Встречается спорадически.

P. hyperboreum R. Br. В различных типах тундр, на кочках болот, в ивняках. Преимущественно на сухих почвах. Широко распространен.

P. jensenii I. Hag. В мочажинах болот, по берегам ручьев и стоячих озер, на заболоченных участках в тундрах. Нередко.

P. juniperinum Hedw. В различных типах тундр, в пойменных ивняках, на олуговевших склонах, разнотравных луговинах. Широко распространен.

P. piliferum Hedw. На сухих, часто обнаженных почвах в различных типах тундр и ивняков, на мелкоземистых пятнах на вершинах водоразделов, на оползнях и овражных склонах. Нередко.

P. strictum Brid. В различных типах тундр, на кочках болот. Нередко.

Ditrichaceae

Ditrichum cylindricum (Hedw.) Grout. На обнаженной почве береговых обрывов и овражного цирка, на мелкоземе по берегу реки, в западинке разнотравной луговины, на мелкоземистом пятне на болоте. Со спорогонами. Встречается спорадически.

D. flexicaule (Schwaegr.) Hampe. На обнаженной почве олуговевших склонов и песчаных откосов, на мелкоземистом пятне разнотравной луговины. Встречается спорадически.

Saelania glaucescens (Hedw.) Broth. В западинке разнотравной луговины, в смеси с *Distichium capillaceum*, № 45. В западинке травяно-кустарничковой тундры, в смеси с *Encalypta rhaptocarpa*, № 15. Со спорогонами. Редко.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. var. *purpureus*. На обнаженных почвах береговых откосов и овражных цирков, на мелкоземистых пятнах в тундрах и на вершинах водоразделов, в нарушенных местообитаниях. Со спорогонами. Широко распространен.

C. purpureus var. *latifolia* Berggr. На песке по берегу реки, в смеси с *Leptodictyum humile*, № 68. Редко.

Distichium capillaceum (Hedw.) B. S. G. На крутых склонах, на разнотравных луговинах и в разнотравных ивняках. Со спорогонами. Встречается спорадически.

Dicranaceae

Dicranella crispa (Hedw.) Schimp. На обнаженной почве крутых и береговых обрывов, в западинках луговин, на мелкоземе по берегу реки. Со спорогонами. Нередко.

D. scheberiana (Hedw.) Crum et Anders. На обнаженной почве олуговевшего склона, в смеси с *Pohlia proligera*, № 35. Со спорогонами. Редко.

D. subulata (Hedw.) Schimp. В западинках кустарничковой и осоково-кустарничковой тундр, на обнаженной почве песчаного холма. Сопутствующие виды — *D. crispa*, *Pohlia andrewsii*. Со спорогонами. Редко.

Cynodontium strumiferum (Hedw.) Lindb. В разнотравной нивальной группировке, примесь к *Pohlia proligera*, № 2. В западинке осоково-кустарничковой тундры, № 22. Со спорогонами. Редко.

Oncophorus wahlenbergii Brid. В осоково-пушицево-моховых, осоково-моховых и осоковых болотах, в кустарничковых тундрах, на мелкоземе по берегу реки. Нередко.

Примечание. Встречаются отдельные образцы, переходные к *O. compactus*, с относительно короткими и постепенно суженными листьями.

Kiaeria starkei (Web. et Mohr) Hag. В нивальной кустарничково-долгомошной группировке на склоне, № 58. Редко.

Dicranum acutifolium (Lindb. et Arnell) C. Jens. В кустарничково-осоково-моховых и в травяно-кустарничковой пятнистой тундрах, на разнотравной и нивальной луговинах. Со спорогонами. Встречается спорадически.

D. angustum Lindb. В различных типах тундр, на кочках кустарничково-моховых и осоково-моховых бугристых болот, в нивальных группировках. Со спорогонами. Широко распространен, обилен.

D. bonjeanii De Not. В разнотравном ивняке, № 66. В кустарничково-осоково-моховой тундре, № 37. На мелкоземе по берегу реки, № 49. Редко.

D. elongatum Schleich. ex Schwaegr. Преимущественно на сухих почвах в различных типах тундр, на взлобках вершин водоразделов, на торфяных грядах и буграх олуговевших склонов. Со спорогонами. Широко распространен, обилен.

D. fuscescens Sm. s. l. В различных типах тундр, на олуговевших склонах, в пойменных ивняках. Со спорогонами. Широко распространен.

Примечание. Понимается в широком смысле, включая *D. congestum* Brid. На основании нашего материала мы считаем целесообразным объединять эти 2 вида, как предлагают G. Bellolio-Trucco и R. Ireland (1990).

D. majus Sm. В разнотравных ивняках, на разнотравных луговинах, в нивальных группировках, кустарничковом ернике. Встречается спорадически.

D. spadiceum Zett. В сфагновом ернике, в смеси с *Drepanocladus uncinatus*. В кустарничково-моховой тундре, оп. 70Р. Редко.

Encalyptaceae

Encalypta procera Bruch. На обнаженной почве разнотравного ивняка, в смеси с *Distichium capillaceum*, № 46. Редко.

E. rhaptocarpa Schwaegr. На крутых песчаных склонах, на пятнах обнаженной почвы в кустарничковых тундрах и на разнотравных луговинах. Со спорогонами. Встречается спорадически.

Pottiaceae

Tortula mucronifolia Schwaegr. На обнаженной песчаной почве крутых склонов, овражных цирков, разнотравных луговин. Сопутствующие виды — *T. ruralis, Ceratodon purpureus.* Со спорогонами. Встречается спорадически.

Примечание. У ряда образцов листья без волосовидного кончика, жилка заканчивается ниже верхушки листа.

T. ruralis (Hedw.) Gaertn. et al. На обнаженной почве олуговевших склонов, разнотравных луговин и кустарничково-травяных тундр. Встречается спорадически.

Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen. На обнаженной почве береговых склонов и овражных цирков, на мелкоземистых пятнах в пятнистых тундрах и на разнотравных луговинах. Со спорогонами. Встречается спорадически.

Grimmiaceae

Racomitrium canescens (Hedw.) Brid. На обнаженной почве песчаных холмов и крутых склонов. Редко.

R. lanuginosum (Hedw.) Brid. На сухих почвах в кустарничковых, лишайниково-кустарничковых и мохово-лишайниково-кустарничковых тундрах, на мелкоземистых пятнах на взлобках водоразделов и олуговевших склонов. Широко распространен.

Funariaceae

Funaria hygrometrica Hedw. На мелкоземистом пятне на болоте, в смеси с *Pohlia atropurpurea*, № 19. Со спорогонами. Редко.

Splachnaceae

Tetraplodon mnioides (Hedw.) Bruch et Schimp. На остатках животного происхождения в кустарничковых и травяно-кустарничковых тундрах. Со спорогонами. Редко.

T. paradoxus (R. Br.) Hag. На остатках животного происхождения в осоково-кустарничковой (№ 38) и кустарничково-моховой (№ 78) тундрах. Со спорогонами. Редко.

Aplodon wormskjoldii (Hornem.) Kindb. На остатках животного происхождения в кустарничково-моховой тундре, № 78. Со спорогонами. Редко.

Bryaceae

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils. На обнаженной почве крутых склонов, оползней, береговых обрывов, на нарушенных местообитаниях. Со спорогонами. Нередко.

Pohlia andalusica (Hohn.) Broth. На мелкоземистом пятне на болоте в смеси с *Dicranella crispa, Ditrichum cylindricum*, № 19. На мелкоземе по берегу реки, примесь к *Bryum teres*, № 32. На обнаженном песке по берегу реки, № 68. Редко.

P. andrewsii Shaw. На обнаженной почве в осоково-кустарничковых тундрах, в разнотравной нивальной группировке, по берегам реки. Сопутствующие виды — *P. proligera, Dicranella subulata.* Редко.

P. atropurpurea (Wahlenb.) H. Lindb. На мелкоземистом пятне на болоте, в смеси с *P. andalusica, Ditrichum cylindricum*, № 19. Со спорогонами. Редко.

P. bulbifera (Warnst.) Warnst. На мелкоземе по берегу реки, примесь к *P. proligera, Dicranella crispa*, № 49. На разнотравной луговине, разреженно среди растительной дернины, № 52. Редко.

P. cruda (Hedw.) Lindb. На обнаженной почве олуговевших склонов и береговых обрывов, в западинках осоково-кустарничковых, травяно-кустарничковых и кустарничково-моховых тундр и разнотравных луговин. Со спорогонами. Нередко.

P. crudoides (Sull. et Lesq.) Broth. В нивальной кустарничково-долгомошной группировке, в смеси с молодыми стеблями *Polytrichum juniperinum*, № 58. Со спорогонами. Редко.

P. drummondi (C. Müll.) Andrews. В западинке разнотравной луговины, в смеси с *P. proligera*, № 35. Редко.

P. filum (Schimp.) Mart. На обнаженном песке береговых обрывов, на мелкоземе по берегу реки, в западинке разнотравной луговины. Сопутствующие виды — *P. proligera, Dicranella crispa.* Редко.

P. lescuriana (Sull.) Grout. На обнаженной супеси по берегу ручья, № 34. Со спорогонами. Редко.

P. nutans (Hedw.) Lindb. В различных типах тундр, на разнотравных луговинах, в пойменных ивняках, на задернованных склонах, на кочках мохово-кустарничковых болот. Со спорогонами. Широко распространен.

P. proligera (Brid.) Arnell. На обнаженной почве нарушенных местообитаний, береговых склонов, овражных цирков, в западинках разнотравных луговин, нивальных группировок, тундр. Сопутствующие виды — *P. andrewsii, Dicranella crispa, Psilopilum laevigatum.* Нередко.

Bryum cf. *axel-blyttii* Kaur. ex Philib. (*B. acutum* Lindb.). На обнаженном песке по берегу реки, № 68. Со спорогонами. Редко.

B. argenteum Hedw. На обнаженном песке песчаного обрыва, примесь к *Pogonatum urnigerum*, № 33. На обнаженном пятне среди разнотравной луговины, примесь к *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, № 45. Редко.

B. cf. *caespiticium* Hedw. На обнаженном пятне среди олуговевшего склона, № 35. На сухом взлобке разнотравного ивняка, оп. 2X. Со спорогонами. Редко.

B. cyclophyllum (Schwaegr.) Bruch et Schimp. По берегу ручья среди осокового болота, от 27 VII 1991. Редко.

B. cf. *funckii* Schwaegr. На сгнивших рогах оленя в кустарничковой тундре, примесь к *Platydictya subtilis*, № 43. У основания стволов в ольховнике, в смеси с *Pohlia nutans*, № 53. Редко.

B. cf. *lonchocaulon* C. Müll. (*B. cirrhatum* Hornsch.). В злаково-разнотравной нивальной группировке, № 7. На обнаженном песке песчаного обрыва, № 33. Со спорогонами. Редко.

B. cf. *pallescens* Schleich. ex Schwaegr. В разнотравном ивняке, оп. 68Р. Со спорогонами. Редко.

B. teres Lindb. На мелкоземе по берегу реки, № 49. На обнаженном пятне супеси на болоте, в смеси с *Pohlia atropurpurea, Ditrichum cylindricum,* № 19. Редко.

Mniaceae

Mnium ambiguum H. Müll. В разнотравных ивняках и на ивковой нивальной луговине. Сопутствующие виды — *Drepanocladus uncinatus, Plagiomnium medium* var. *curvatulum.* Встречается спорадически.

M. spinulosum Bruch et Schimp. На разнотравной луговине на вершине увала, № 45. Редко.

M. stellare Hedw. У основания стволов и на опаде в пойменном разнотравном ивняке, № 79. На почве разнотравной луговины в лощине, оп. 44Х. Редко.

Cinclidium stygium Sw. В осоково-пушицево-моховом болоте, в смеси с *Drepanocladus revolvens, Calliergon sarmentosum,* № 64. Со спорогонами. Редко.

C. subrotundum Lindb. В осоково-пушицево-моховых, пушицево-осоковых и сабельниково-осоково-моховых болотах. Встречается спорадически.

Rhizomnium andrewsianum (Steere) T. Kop. В осоково-кустарничково-моховой влажной тундре, оп. 76Р. В западинке переувлажненной тундры, примесь к *Drepanocladus badius, Hylocomium splendens,* № 17. Редко.

R. pseudopunctatum (Bruch et Schimp.) T. Kop. В пойменных разнотравных ивняках, в осоково-моховых болотах, на заболоченной луговине. Со спорогонами. Встречается спорадически.

Plagiomnium ellipticum (Brid.) T. Kop. На почве и обнаженном песке в пойменных разнотравных ивняках, в осоково-моховых болотах, по берегу реки. Встречается спорадически.

P. medium (Bruch et Schimp.) T. Kop. var. *curvatulum* (Lindb.) T. Kop. В пойменных разнотравных ивняках, на заболоченных луговинах, по берегам ручьев, в заболоченной тундре. Нередко.

Pseudobryum cinclidioides (Hub.) T. Kop. По берегам ручьев и стоячих озер, в моховых болотах, на влажной луговине. Нередко.

Aulacomniaceae

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr. В различных типах болот, в заболоченных и влажных тундрах, по берегам ручьев и стоячих озер. Широко распространен, доминирует на болотах.

A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr. В различных типах тундр и болот, на нивальных луговинах, в пойменных ивняках, по берегам ручьев и стоячих озер. Широко распространен, доминирует в моховых тундрах.

Meesiaceae

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid. В осоково-пушицево-моховых, пушицево-осоковых и осоково-моховых болотах. Нередко, обилен.

Meesia longiseta Hedw. В осоково-пушицево-моховом болоте, примесь к *M. triquetra,* № 64. Со спорогонами. Редко.

Примечание. Образец, переходный к *M. hexasticha* (Funck) Moenkem. Край листа отвернутый, цельный, клетки основания листа прямоугольные, склеродермис стебля 1—2-слойный. Л. И. Савич-Любицкая и З. Н. Смирнова (1970) рассматривают *M. hexasticha* как самостоятельный вид, но некоторые современные авторы (Anderson et al., 1990) сводят этот вид в синонимы к *M. longiseta.*

M. triquetra (Richt.) Aongstr. В осоково-пушицево-моховых, пушицево-моховых и осоково-моховых болотах. Со спорогонами. Встречается спорадически, обилен.

M. uliginosa Hedw. В переувлажненной западинке заболоченной тундры, в смеси с *Drepanocladus badius, Hylocomium splendens,* № 17. Со спорогонами. Редко.

Bartramiaceae

Bartramia ithyphylla Brid. В западинке на задернованном склоне, № 14. В западинке разнотравной луговины, № 35. Со спорогонами. Редко.

B. pomiformis Hedw. В западинке разнотравной луговины, № 45. На обнаженной почве олуговевшего склона, примесь к *Encalypta rhaptocarpa*, № 35. Со спорогонами. Редко.

Conostomum tetragonum (Hedw.) Lindb. В трещинах бугорковатой кустарничковой тундры, № 13. В нивальном кустарничково-моховом сообществе, № 58. Редко.

Philonotis tomentella Mol. В пойменных ивняках, на влажных разнотравных луговинах, по берегам ручьев и реки. Встречается спорадически.

Timmiaceae

Timmia austriaca Hedw. var. *arctica* (Lindb.) Arnell. В западинках травяно-кустарничковых тундр и разнотравных луговин. Сопутствующие виды — *Hypnum cupressiforme, Tortula ruralis*. Редко.

Thuidiaceae

Abietinella abietina (Hedw.) Fleisch. В пятнистых кустарничково-моховых тундрах, в разнотравном ивняке в яру. Редко.

Amblystegiaceae

Campylium polygamum (Schimp.) C. Jens. На разнотравной луговине, примесь к *Brachythecium turgidum*, № 52. Редко.

C. stellatum (Hedw.) C. Jens. В пушицево-осоковых и осоково-пушицево-моховых болотах. Встречается спорадически.

Leptodictyum humile (Beauv.) Ochyra (=*L. kochii* (Schimp.) Warnst.). На обнаженном песке по берегу реки, в смеси с *Ceratodon purpureus* var. *rotundifolia*, № 68. Редко.

Platydictya subtilis (Hedw.) Crum. На сгнивших рогах оленя в водораздельной тундре, № 43. Редко.

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. На сгнивших рогах оленя в водораздельной тундре, № 43. Редко.

D. badius (Hartm.) G. Roth. В осоково-моховых болотах, в заболоченных тундрах. Встречается спорадически.

D. exannulatus (B. S. G.) Warnst. В воде и мочажинах различных типов болот, по берегам и в воде ручьев и стоячих озер. Со спорогонами. Нередко, обилен.

D. fluitans (Hedw.) Warnst. В осоково-моховых и пушицево-осоково-моховых болотах. Редко.

D. lapponicus (Norrl.) Smirn. В осоковом гомогенном болоте, в смеси с *D. revolvens, Scorpidium scorpioides*, № 76. Редко.

D. revolvens (Sw.) Warnst. В различных типах болот, в мочажинах переувлажненных тундр, по берегам ручьев и стоячих озер. Широко распространен, обилен.

D. tundrae (Arnell) Loeske. В сабельниково-осоково-моховом болоте, в смеси с *D. revolvens, Calliergon sarmentosum*, № 70. Редко.

D. uncinatus (Hedw.) Warnst. В различных типах тундр, в разнотравных ивняках, на разнотравных и нивальных луговинах, на кочках болот. Со спорогонами. Широко распространен, обилен, доминирует в разнотравных луговинах.

D. vernicosus (Mitt.) Warnst. В осоково-моховом гомогенном болоте, примесь к *D. exannulatus*, № 63. Редко.

Scorpidium scorpioides (Hedw.) Limpr. В осоково-моховых и пушицево-осоковых гомогенных болотах. Сопутствующие виды — *Drepanocladus revolvens, Calliergon sarmentosum.* Редко.

Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb. На почве и обнаженном песке по берегам реки, ручьев и стоячих озер, в пойменных ивняках. Со спорогонами. Встречается спорадически.

C. megalophyllum Mik. В воде вдоль берега стоячего озерца, № 65. Редко.

C. sarmentosum (Wahlenb.) Kindb. В мочажинах различных типов болот, заболоченных тундр, по берегам и в воде ручьев и стоячих озер. Со спорогонами. Широко распространен.

C. stramineum (Brid.) Kindb. В пушицево-осоково-моховых и сфагновых болотах, переувлажненных тундрах, на нивальной луговине, по берегу стоячего озерца. Встречается спорадически.

C. trifarium (Web. et Mohr) Kindb. В осоково-моховом болоте, примесь к *Drepanocladus exannulatus, Scorpidium scorpioides,* № 63. В пушицево-осоковом болоте, примесь к *C. sarmentosum*, № 69. Редко.

Brachytheciaceae

Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske. В различных типах тундр и болот, в пойменных ивняках, на нивальных луговинах, по берегам ручьев. Широко распространен, обилен.

Brachythecium erythrorrhizon Schimp. На стволе ивы в разнотравном ивняке, в смеси с *Hypnum plicatulum,* № 3. Редко.

B. groenlandicum (C. Jens.) Schljak. На разнотравных и нивальных луговинах, в пойменных разнотравных ивняках. Редко.

B. mildeanum (Schimp.) Schimp. В разнотравном ивняке, от 20 VII 1991. Редко.

B. reflexum (Starke) Schimp. В разнотравных ивняках и на разнотравных луговинах. Со спорогонами. Встречается спорадически.

B. turgidum (Hartm.) Kindb. На обнаженном песке в пойменном ивняке и по берегу реки, среди растительной дернины на разнотравной луговине. Редко.

Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn. На разнотравных луговинах и в ивняках, в западинках песчаного склона. Редко.

Plagiotheciaceae

Isopterygium pulchellum (Hedw.) Jaeg. et. Sauerb. В разнотравных ивняках на склонах. Со спорогонами. Редко.

Plagiothecium berggrenianum Frisv. В западинке мохового ерника, № 80. На ветке березки в мохово-осоковом ернике, примесь к *Hypnum callichroum,* № 24. Со спорогонами. Редко.

P. denticulatum (Hedw.) Schimp. В прикомлевой части стволов и на стволах в разнотравных ивняках и ольховниках. Со спорогонами. Редко.

P. laetum Schimp. На ветках березки по берегу стоячего озерца, № 25. Редко.

Hypnaceae

Hypnum callichroum Funck ex Brid. На ветках березки и в западинках в моховых ерниках, в осоково-кустарничково-моховой тундре. Встречается спорадически. Попадаются образцы, переходные к *H. plicatulum.*

H. cupressiforme Hedw. В западинках разнотравных луговин и кустарничково-травяной тундры. Редко.

H. lindbergii Mitt. На обнаженном суглинке среди осокового болота и по берегу ручья, на разнотравной луговине. Сопутствующий вид — *Calliergon cordifolium*. Со спорогонами. Редко.

H. plicatulum (Lindb.) Jaeg. В западинках кустарничково-осоково-моховых тундр и сфагновых ерников, на стволах ивы в разнотравных ивняках. Нередко.

H. pratense W. Koch ex Spruce. На кочках осоково-моховых болот, у основания ствола в пойменном разнотравном ивняке. Сопутствующие виды — *Drepanocladus uncinatus, Tomentypnum nitens*. Редко.

H. revolutum (Mitt.) Lindb. Во влажной западинке кустарничково-пушицево-моховой тундры, примесь к *Drepanocladus uncinatus*, № 42. Редко.

Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not. В кустарничково-осоково-моховых, пушицево-моховых кочкарных, ерниково-кустарничковых и пятнистых кустарничковых водораздельных тундрах. Нередко.

R h y t i d i a c e a e

Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. В пятнистых травяно-кустарничковых и кустарничково-осоково-моховых тундрах. Встречается спорадически.

Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst. На разнотравной луговине речной террасы, № 52. Редко.

H y l o c o m i a c e a e

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. В различных типах тундр, в разнотравных ивняках и на луговинах. Нередко обилен.

Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. Повсеместно в различных типах тундр, болот, ивняков, на разнотравных луговинах, по берегам ручьев. Широко распространен, доминирует в моховых тундрах.

П р и м е ч а н и е. Вид рассматривается в широком смысле, включая разновидность var. *alascanum*, согласно L. Anderson с соавт. (1990).

В приведенный список включено 138 видов листостебельных мхов, относящихся к 54 родам и 21 семейству. В число ведущих семейств исследуемой флоры входят *Bryaceae* (20 видов), *Amblystegiaceae* (19), *Sphagnaceae* (14), *Dicranaceae* (13), *Polytrichaceae* (12), *Mniaceae* (10), *Brachytheciaceae* (7), *Hypnaceae* (7), *Ditrichaceae* (5), *Meesiaceae* (4 вида). К наиболее богатым по числу видов родам относятся *Sphagnum* (14 видов), *Pohlia* (11), *Drepanocladus* (9), *Mnium* s. l. (8), *Bryum* (8), *Polytrichum* s. l. (8), *Dicranum* (7), *Hypnum* (6 видов).

Соотношение числа видов листостебельных мхов и сосудистых растений составляет 1 : 1.5, что типично для арктических флор, где это соотношение колеблется от 1 : 1 до 1 : 2.

Было проведено сравнение бриофлоры низовьев р. Чугорьяха с некоторыми локальными бриофлорами равнинных тундр Сибири по уровню видового богатства и видовому составу. Так, в двух исследованных точках, расположенных в зоне типичных тундр п-ова Ямал — на р. Сэбаяха (Чернядьева, 1993) и на оз. Нгаранато (по данным автора) — собрано соответственно 118 и 127 видов листостебельных мхов. Несколько богаче бриофлора окр. пос. Кресты в южных тундрах п-ова Таймыр, содержащая 141 вид (Каннукене, Матвеева, 1986). Общность видового состава бриофлор низовьев р. Чугорьяха и р. Сэбаяха по коэффициенту Съеренсена—Чекановского составляет 77.3%, а бриофлор низовьев р. Чугорьяха и окр. оз. Нгаранато — 79.6%. Сравниваемые бриофлоры Гыданского п-ова и п-ова Ямал близки по видовому составу, что объясняется сходными геологическими и почвенными условиями. П-ов Таймыр отличается от Гыданского п-ова наличием выходов коренных пород и более щелочными

почвами, что позволяет поселяться в окр. пос. Кресты целой группе видов, отсутствующих на Гыданском п-ове. Поэтому общность видового состава бриофлор р. Чугорьяха и пос. Кресты ниже и равняется 66.7%.

Таким образом, видовой состав листостебельных мхов и видовая насыщенность бриофлоры р. Чугорьяха в целом характерны для равнинных тундр Сибири.

В заключение выражаю глубокую благодарность О. В. Ребристой и О. В. Хитун за большую помощь в проведении полевых работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.—Л., 1961. 714 с.

Жадринская Н. Г. Растительный покров // Ямало-Гыданская область. Л., 1977. С. 198—225.

Каннукене Л. Р., Матвеева Н. В. Листостебельные мхи окрестностей пос. Кресты (подзона южных тундр, Западный Таймыр) // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 89—100.

Мельцер Л. И. Тундровая растительность // Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985. С. 41—53.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Л., 1970. 823 с.

Сочава В. Б., Городков Б. Н. Арктические пустыни и тундры // Растительный покров СССР. М.—Л., 1956. Т. 1. С. 116—138.

Чернядьева И. В. Листостебельные мхи среднего течения р. Сэбаяха (Центральный Ямал) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 11. С. 58—72.

Anderson L. E., Crum H. A., Buck W. R. List of the mosses of North America, North of Mexico // The Bryologist. 1990. Vol. 93. N 4. P. 448—499.

Bellolio-Trucco G., Ireland R. A taxonomic study of the moss genus *Dicranum* (*Dicranaceae*) in Ontario and Quebec // Can. J. Bot. 1990. Vol. 68. N 4. P. 867—909.

Koponen N., Isoviita P., Lammes T. The bryophytes of Finland: An annotated checklist // Flora fennica. 1977. N 6. P. 1—77.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 II 1994

SUMMARY

The species composition of mosses of the lower reaches of the Chugoryakha River, Gydan Peninsula, West Siberian Arctic, is studied. The annotated list includes 138 species of 54 genera and 21 families.

УДК 581.9 (-922.1/.2)-4 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 8

О. В. Ребристая, О. В. Хитун

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НИЗОВЬЕВ РЕКИ ЧУГОРЬЯХА (ЮГО-ЗАПАДНАЯ ЧАСТЬ ГЫДАНСКОГО ПОЛУОСТРОВА, ЗАПАДНОСИБИРСКАЯ АРКТИКА)

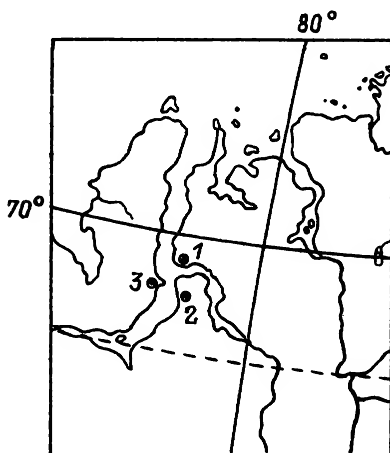
O. V. REBRISTAYA, O. V. KHITUN. FLORA OF THE VASCULAR PLANTS IN THE LOWER REACHES OF THE CHUGORIYAKHA RIVER (SOUTH-WESTERN PART OF THE GYDAN PENINSULA, WEST SIBERIAN ARCTIC)

Приведен список видов локальной флоры (ЛФ) «Чугорьяха» в юго-западной части Гыданского п-ова (210 таксонов, относящихся к 97 родам, 42 семействам). Виды распределены по типам местообитаний, выявлены наиболее богатые экотопы — крутые склоны южных румбов и надпойменные террасы, где содержится от 1/4 до 1/3 общего числа видов ЛФ. При сравнении с ЛФ Тазовского п-ова и п-ова Ямал выявлено абсолютное сходство ЛФ «Чугорьяха» и ЛФ «Лайяха». Флора юго-западной части Гыданского п-ова отличается относительным богатством в ряду западносибирских тундровых локальных флор, ведущей ролью гипоарктических элементов и преобладанием циркумполярных видов (49.5%).

Сведения о флоре сосудистых растений Гыданского п-ова до сих пор базируются на обобщающих работах Б. Н. Городкова (1932, 1935), нескольких статьях, содержащих фрагментарные данные о флоре отдельных участков (Сапожников, Никитина, 1923; Толмачев, 1926), и гербарных материалах, хранящихся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН и Томского государственного университета.

Предлагаемая статья является первой публикацией, посвященной локальной флоре (ЛФ) Гыданского п-ова. Материал был собран в июле 1991 г. сотрудниками Полярной экспедиции БИН РАН — авторами статьи, а также бриологом И. В. Чернядьевой и лихенологом М. П. Андреевым в юго-западной части Гыданского п-ова между низовьями р. Чугорьяха и Тазовской губой (см. рисунок). Была обследована территория площадью около 80 км^2, включающая в себя все основные типы местообитаний, распространенные в районе (табл. 1). По ботанико-географическому районированию этот регион относится к подзоне южных гипоарктических тундр (Юрцев и др., 1978).

Юго-западная часть Гыданского п-ова представляет собой всхолмленную равнину, поднимающуюся на 30—50 м над ур. м. Ручьи и реки разной величины образуют довольно густую сеть. Район слабо заболочен, на водоразделах почти нет озер и полностью отсутствуют тундрово-болотные плоско-полигональные комплексы. На водоразделах на поверхность выходят то глины и суглинки, то супеси. От состава поверхностных отложений зависят видовой состав сообществ и ценотическая активность видов.



Район исследований.

Локальные флоры: *1* — «Чугорьяха», *2* — «Лайяха», *3* — «Лаптаяха».

Водораздельные увалы со сглаженными вершинами и пологими склонами на супесчаных почвах заняты осоково-кустарничково-моховыми тундрами с преобладанием *Betula nana, Ledum decumbens, Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus, Empetrum subholarcticum, Carex arctisibirica, Ptilidium ciliare, Hylocomium splendens, Dicranum elongatum, D. angustum* (*1*).[1] На эродированных вершинах развиты поверхностно полигонально-трещиноватые

[1] Цифры в скобках соответствуют номерам местообитаний в табл. 1 и 2.

ТАБЛИЦА 1

Типы местообитаний

№ п/п	Местообитания	Число видов в местообитании
	Водораздельные увалы	
1	Вершины и пологие склоны песчаных водораздельных увалов	26
2	Эродированные вершины песчаных увалов	30
3	Краевые выпуклые части увалов	34
4	Вершины и пологие склоны суглинистых водораздельных увалов	20
5	Перегибы склонов и краевые части суглинистых увалов	35
6	Склоны неглубоких плоских лощин на увалах	34
7	Днища с временным водотоком неглубоких плоских лощин на увалах	59
	Долины малых рек	
8	Береговые склоны северной экспозиции речных долин и ручьев	31
9	Береговые склоны южной экспозиции речных долин и ручьев	62
10	Шлейфы склонов и надпойменные террасы	53
11	Пойменные террасы дренированные	26
12	Пойменные террасы заболоченные	34
	Долина р. Чугорьяха, берега Тазовской губы	
13	Крутые склоны южной экспозиции	55
14	Крутые склоны северной экспозиции	50
15	Останцы коренного берега и вершины гребней	46
16	Подножия крутых коренных берегов	52
17	Шлейфы склонов и наклонные террасы	45
18	Ровные, частично заболоченные террасы	72
19	Пляжи песчаные с обводненными участками	17
	Овраги и эродированные склоны	
20	Крутые осыпающиеся склоны	47
21	Днища	20
22	Пески незакрепленные	17
23	Оползни слабо задернованные	24

пятнистые разнотравно-дриадово-кустарничковые тундры с *Dryas octopetala* subsp. *subincisa, Salix nummularia, Luzula confusa, Carex arctisibirica, Hierochloë alpina, Minuartia macrocarpa, Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum, Tofieldia coccinea, Valeriana capitata* (*2*).

Для краевых частей увалов — песчаных взлобков, перегибов склонов с резким изменением крутизны — характерно развитие кустарничковых ракомитриево-лишайниковых тундр с обилием накипных лишайников и корочкой печеночных мхов (*3*).

На суглинках растительность представлена бугорковыми кочкарно-пушицевыми тундрами, занимающими вершины и склоны увалов. Доминируют *Eriophorum vaginatum, Betula exilis, Ledum decumbens, Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus, Rubus chamaemorus, Dicranum elongatum, Sphagnum rubellum, S. balticum, Hylocomium splendens, Polytrichum strictum*, а также *Tomentypnum nitens* (*4*).

Выпуклые краевые части увалов, седловины на водораздельных увалах, где на поверхность выходят глины и суглинки, представляют собой довольно редкий в районе экотоп — трещиновато-бугристую с пятнами голого грунта кустарничково-лишайниковую тундру. В ней обычны *Betula exilis, Salix pulchra, Dryas punctata, Ledum decumbens, Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus, Festuca rubra* subsp. *arctica, F. viviparoidea, Luzula nivalis, L. tundricola, Pyrola grandiflora, Pedicularis oederi, Valeriana capitata, Lloydia serotina*, виды *Draba*. Преимущественно по трещинам распространены мхи *Racomitrium lanuginosum, Dicranum angustum, Ptilidium ciliare*. Среди лишайников доминируют виды родов *Cladina, Cladonia, Cetraria*, а также *Sphaerophorus globosus, Alectoria*

ochroleuca, A. nigricans, Peltigera aphtosa, P. scabrosa, виды *Ochrolechia, Pertusaria, Lobaria linita* и др., более 30 видов (*5*). Небольшие, довольно плоские лощины на склонах холмов отличаются большим снегонакоплением и более богатыми почвами за счет поверхностного водотока. На их склонах развиты разнотравно-кустарниковые сообщества с нивальным режимом, где наиболее обычны *Salix lanata, S. glauca, Betula exilis, Trisetum spicatum, T. sibiricum* subsp. *litoralis, Luzula multiflora* subsp. *frigida, Carex lachenalii, Trollius asiaticus, Ranunculus borealis, Parnassia palustris, Polemonium acutiflorum, Pedicularis sudetica, P. sceptum-carolinum* и др. Почти сплошной (до 80% покрытия) моховой покров состоит из *Aulacomnium palustre, Dicranum angustum, Tomentypnum nitens,* в нем изредка встречаются пятна листоватых лишайников (*6*). По днищам таких лощин в верхних частях развиты разнотравные нивальные тундры, ниже — сфагновые ерники и ивняки (*7*).

Своеобразные экотопы — долины мелких речек и ручьев. Их коренные берега северной экспозиции заняты разнотравными и разнотравно-кустарничковыми сообществами (*Salix polaris, Polygonum viviparum, Ranunculus borealis, R. pygmaeus, Antennaria villifera,* в верхних частях склонов обычен и обилен *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*) (*8*). На склонах южной экспозиции встречаются богато разнотравные кустарничковые сообщества с доминированием *Salix hastata, Linnaea borealis, Vaccinium uliginosum, Equisetum pratense, Polygonum bistorta, P. viviparum, Veratrum lobelianum, Hedysarum hedysaroides, Geranium krylovii, Solidago lapponica.* В нижних частях таких склонов обычны нивальные группировки с *Sibbaldia procumbens, Lycopodium alpinum, Viola biflora, Pyrola minor* (*9*). Пологие шлейфы склонов и наклонные террасы заняты преимущественно ерниковыми и ивняково-ерниковыми с эрикоидными кустарничками полидоминантно-моховыми тундрами (*10*), сходными по составу и структуре с водораздельными. По днищам долин и пойменным террасам развиты различные варианты ивняков (*Salix lanata, S. glauca, Carex concolor, Calamagrostis neglecta*) (*11*), осоковых и осоково-пушицевых болот (*Carex concolor, C. rariflora, Salix pulchra, Cardamine pratensis, Epilobium palustre, Comarum palustre, Eriophorum polystachion, E. russeolum*). Обильны мхи *Sphagnum fimbriatum, S. squarrosum, S. warnstorfii, Aulacomnium palustre, Drepanocladus exannulatus, Calliergon sarmentosum* и др. (*12*).

Водораздельные увалы, приподнятые на 30—40 м над ур. м., круто обрываются как в долину р. Чугорьяха, так и в сторону Тазовской губы. Высокие коренные берега отличаются богатством и обилием видов, особенно склоны южной экспозиции, где распространены разнотравные сообщества с обилием ксеромезофильного разнотравья (*Cerastium maximum, Dianthus repens, Saxifraga bronchialis, Polemonium boreale, Potentilla stipularis, P. kuznetzowii, Erigeron borealis, Tanacetum bipinnatum, Artemisia tilesii*) и злаков (*Poa glauca, Festuca ovina, Elymus kronokensis*) (*13*). На склонах северной экспозиции развиты разнотравные ивняки (*Salix lanata, Saxifraga nelsoniana, Trollius asiaticus, Pedicularis compacta, P. oederi, Vicia cracca, Hedysarum hedysaroides, Myosotis palustris, Equisetum arvense* s. str.) (*14*). Вершины береговых останцов заняты трещиновато-мелкобугорковыми разнотравно-дриадовыми тундрами (*15*). Подножия коренных берегов заняты нивальными кустарничковыми тундрами (*16*), а наклонные террасы — ерничковыми и ивнячковыми моховыми тундрами (*17*).

Болота встречаются лишь в депрессиях. Особенно сильно заболочена низменная терраса Тазовской губы, где плоско-полигональные болота чередуются с валиково-полигональными и гомогенными осоково-пушицевыми болотами. Небольшие участки болот встречаются на левобережье р. Чугорьяха (*18*). Вдоль урезов воды на песчаных увалах и пляжах развиты открытые группировки из *Deschampsia glauca, Poa alpigena* subsp. *colpodea, Festuca rubra* subsp. *arctica*

с единичными экземплярами разнотравья (*Tripleurospermum hookeri, Crepis nigrescens*), в лужицах и старицах — *Hippuris vulgaris* (*19*).

Реки и ручьи в своих верховьях врезаются в водораздельное плато, образуя системы растущих оврагов с эродированными склонами разной степени задернованности. Разнотравные группировки сложены в основном ценофобными видами и варьируют по видовому составу и степени покрытия. Всех их отличает почти полное отсутствие мхов и лишайников (*20*). По днищам оврагов вдоль постоянных и временных водотоков развиты злаковые (*Arctophila fulva*) и пушицевые (*Eriophorum scheuchzeri*) группировки (*21*). Эродированные участки песков зарастают злаками (*Poa alpigena* subsp. *colpodea, Festuca rubra* subsp. *arctica*), разнотравьем (*Equisetum arvense* subsp. *boreale, Cerastium arvense, Tanacetum bipinnatum*) (*22*), а суглинистые поверхности, обнажившиеся в результате оползания верхних горизонтов почвы, — разнотравно-злаковыми сообществами (*Arctagrostis arundinacea, Alopecurus pratensis* subsp. *alpestris, Erigeron borealis, Artemisia tilesii, Taraxacum ceratophorum, Hedysarum hedysaroides, Astragalus alpinus* subsp. *arcticus*, изредка — *Juncus arcticus*) (*23*).

Далее приведен список видов ЛФ «Чугорьяха» с указанием их распространения по типам местообитаний (табл. 2). Названия видов даны по «Арктической флоре СССР» (1961—1987) с дополнениями по сводке С. К. Черепанова (1981), виды расположены по системе Энглера.

В ЛФ «Чугорьяха» насчитывается 210 видов сосудистых растений, относящихся к 97 родам, 42 семействам. Для северной полосы южных гипоарктических тундр эта цифра довольно большая. Так, в ЛФ «Лайяха», наиболее богатой из локальных флор Тазовского п-ова, расположенной южнее не только географически, но и зонально (переходная полоса к лесотундре), насчитывается 215 видов (Ребристая и др., 1989); для ЛФ южных гипоарктических тундр п-ова Ямал характерно меньшее число видов — от 174 до 192 (Ребристая, 1987; Rebristaya, 1990).

Во флоре преобладают семейства *Poaceae* (33 вида, 15.7%), *Asteraceae* (18 видов, 8.6%), *Cyperaceae* (14 видов, 6.7%), *Caryophyllaceae* и *Scrophulariaceae* (по 13 видов, 6.2%), *Salicaceae, Ranunculaceae* и *Juncaceae* (по 11 видов, 5.2%), *Rosaceae* и *Brassicaceae* (по 9 видов, 4.3%). В 3 семействах насчитывается по 6 видов, в 1 — 5, в 5 — по 3, в 8 — по 2 вида, а в 15 семействах — по 1 виду. 10 ведущих семейств составляют 67.6% всей флоры.

ЛФ «Чугорьяха» очень близка по составу и таксономической структуре к ЛФ «Лайяха»: коэффициент сходства видового состава (по Съеренсену—Чекановскому) 83.3%, порядок расположения наиболее богатых по числу видов семейств отличается только тем, что вместо сем. *Polygonaceae* в ЛФ «Чугорьяха» вошло сем. *Brassicaceae*. Пропорции обеих ЛФ одинаковы — 1 : 2.3 : 5 и свидетельствуют о большем видовом разнообразии, чем в ЛФ п-ова Ямал.

Особенностью ЛФ «Чугорьяха» является обилие видов злаков, в том числе спорадически распространенных в Западносибирской Арктике и отнесенных нами к реликтам ксеротермического периода плейстоцена (*Elymus kronokensis* subsp. *subalpestris, Poa glauca, P. sublanata, Festuca viviparoidaea*), а также ситниковых и норичниковых. Впервые в Западносибирской Арктике найдены *Pedicularis sceptum-carolinum* и *Naumburgia thyrsiflora*.

Вместе с тем не были найдены такие обычные для п-ова Ямал виды, как *Oxyria digyna, Oxytropis sordida, Senecio atropurpureus*, что связано с историей формирования ландшафта юго-западной части Гыданского п-ова. Отсутствуют в ЛФ «Чугорьяха» и амфиатлантические арктоальпийские виды, найденные как на Тазовском п-ове, так и на п-ове Ямал: *Epilobium alpinum, Veronica alpina, Gnaphalium supinum, Hieracium alpinum, Diapensia lapponica*. Из этой группы видов только *Sibbaldia procumbens* и *Juncus trifidus* найдены в небольшом обилии на склоне южной экспозиции в разнотравном сообществе.

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов ЛФ «Чугорьяха» по типам местообитаний

Виды	Географические группы		Местообитания
	I	II	
Botrychium lunaria (L.) Sw.	Ц	Б	14
Equisetum arvense L. subsp. *arvense*	Ц	Б	9, 14
E. arvense subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.	Ц	ГА	2, 3, 6, 7, 8, 9, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 23
E. fluviatile L.	Ц	Б	12
E. palustre L.	Ц	Б	7, 11, 12, 17, 18
E. pratense L.	Ц	Б	9
E. variegatum Schleich.	Ц	ГАА	10, 17, 18
Lycopodium alpinum L.	Ц	ГАА	9
L. dubium Zoega	Ц	ГАА	9, 16
L. lagopus (Laest.) Zins.	Ц	ГА	9, 10
L. selago L. subsp. *appressum* (Desv.) Hult.	Ц	ГА	9
L. selago subsp. *arcticum* Tolm.	Ц	А	8, 17, 20
Sparganium hyperboreum Laest.	Ц	АБ	18, 19
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	Ц	АА	1, 2, 3, 6, 9, 10, 14, 20
H. pauciflora R. Br.	С	А	18
Alopecurus alpinus Smith	Ц	А	1, 5, 9, 14, 15, 16, 17, 21
A. pratensis L. subsp. *alpestris* (Wahlenb.) Sel.	Е	ГА	7, 10, 14, 16, 23
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal	С	ГАА	10, 17, 23
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	Ц	АА	1, 4, 5, 7, 10, 16, 17, 18, 23
Calamagrostis holmii Lange	С	А	1, 4, 9, 10, 16, 17
C. langsdorffii (Link) Trim.	Ц	Б	7, 11
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	Ц	ГАА	5, 9, 13
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	Ц	Б	6, 7, 12, 18
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	С	А	10, 23
D. glauca C. Hartm.	Ц	А	18, 19, 20, 22, 23
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.	ЕАЗ	Б	1
Trisetum sibiricum Rupr. subsp. *litoralis* Rupr. ex Roshev.	ЕАЗ	ГАА	6, 7, 9, 11, 14, 16
T. spicatum (L.) K. Richt.	Ц	АА	3, 5, 6, 7, 8, 9, 15, 16, 20, 21, 23
Poa alpigena (Blitt) Lindm. subsp. *alpigena*	Ц	ГАА	7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 22, 23
P. alpigena subsp. *colpodea* Jurtz. et Petrovsky	Ц	А	14, 18, 20, 22
P. alpina L.	Ц	АА	14, 15, 20
P. arctica R. Br.	Ц	АА	9, 10, 16, 17, 18, 20
P. glauca Vahl	Ц	ГАА	2, 13, 22
P. pratensis L.	Ц	Б	11
P. sublanata Reverd.	С	ГА	10
Dupontia fisheri R. Br. subsp. *fisheri*	Ц	А	18
D. fisheri subsp. *pelligera* (Rupr.) Tzvel.	Ц	А	12, 21
D. psilosantha Rupr.	Ц	А	18
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	Ц	ГА	12, 18, 19, 21
Phippsia concinna (Th. Fries) Lindeb.	ЕАЗ	А	23
Puccinellia sibirica Holmb.	С	ГА	20
Festuca brachyphylla Schult.	Ц	АА	2
F. ovina L.	Ц	Б	1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 13, 14, 15, 16, 17, 20, 23
F. rubra L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor.	Ц	АА	2, 3, 5, 10, 13, 14, 15, 18, 20, 21, 22
F. viviparoidea Krajina et Pavlick	Ц	АА	2, 5
Elymus kronokensis (Kom.) Tzvel. subsp. *subalpestris* (L. Neum.) Tzvel.	С	ГА	13, 15
Eriophorum brachyantherum Trautv. et C. A. Mey.	Ц	ГАА	5
E. medium Anderss.	Ц	ГА	12, 18
E. polystachion L.	Ц	АБ	7, 12, 18, 19, 21
E. russeolum Fries	Ц	ГА	12, 18, 21
E. scheuchzeri Hoppe	Ц	АА	5, 12, 18, 19, 21, 23
E. vaginatum L.	Ц	АБ	1, 4, 10, 17, 18

Виды	Географические группы		Местообитания
	I	II	
Carex aquatilis Wahlenb.	Ц	Б	**12**, **19**
C. arctisibirica (Jurtz.) Czerep.	ЕАЗ	ГА	1, 2, 3, 4, 5, 7, 10, 16, 17, 18
C. chordorrhiza Ehrh.	Ц	АБ	**18**
C. concolor R. Br.	Ц	А	6, 7, 11, 12, 17, 18, 19, 21
C. lachenalii Schkuhr	Ц	АА	6, 7, **16**
C. quasivaginata B. Clarke	Ц	ГАА	**9**
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	Ц	А	6, 12, 18
C. rotundata Wahlenb.	Ц	ГА	**18**
Juncus arcticus Willd.	Ц	А	**19**, **23**
J. biglumis L.	Ц	АА	4, 16, 21
J. castaneus Smith	Ц	ГАА	21, **23**
J. trifidus L.	Е	ГАА	**9**
Luzula confusa Lindb.	Ц	АА	2, 3, 4, 8, 9, 10, 13, 14, 15, 17, **20**
L. multiflora (Retz.) Lej. subsp. *frigida* (Buch.) V. Krecz.	Е	ГАА	6, 7, 9, 13, **14**, 15, 16, 21
L. nivalis Laest.	Ц	А	1, **5**, 10, 17
L. parviflora (Ehrh.) Desv.	ЕАЗ	ГАА	**10**, **18**
L. rufescens Fisch.	С	Б	**10**
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	С	А	**5**, 10, 14
L. wahlenbergii Rupr.	Ц	ГА	12, **18**
Tofieldia coccinea Richards.	С	АА	2, 3, 8, **9**, 20
Veratrum lobelianum Bernh.	ЕАЗ	Б	6, 7, **9**, 11, 14, 16, 18
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	С	АА	2, 3, 5, **8**, 9, 13, 14, 15, 17
Corallorhiza trifida Chatel	Ц	Б	**6**, **10**, 14
Salix arctica Pall.	Ц	А	**7**, **8**, 16, 17, 22
S. glauca L.	Ц	ГАА	1, 3, 4, 6, 7, 10, 11, **14**, 15, **16**, 17, 18, 20
S. hastata L.	ЕАЗ	ГАА	6, **9**, **12**, **16**
S. lanata L.	ЕАЗ	ГАА	6, **7**, 8, 9, 10, 11, 13, 14, **15**, **16**, 17, 18, 22
S. myrtilloides L.	ЕАЗ	Б	**12**
S. nummularia Anderss.	ЕАЗ	АА	1, 2, 3, 5, 7, 9, 10, 13, 14, 15, 18, 19, 20, 22
S. phylicifolia L.	Е	АБ	**11**, **16**
S. polaris Wahlenb.	ЕАЗ	АА	**7**, 8, 9, 16, 20
S. pulchra Cham.	С	ГА	1, 4, **5**, 6, 10, **12**, **17**, 18
S. reptans Rupr.	ЕАЗ	А	**10**, **11**, 13, 18, 21
S. reticulata L.	Ц	ГАА	**7**, **16**
Betula exilis Sukacz.	С	ГАА	4, 5, 6, **9**, **10**, 16, 20
B. nana L.	Е	ГА	1, 2, 3, 7, 8, 9, 17, 18, 19
Alnus fruticosa Rupr.	ЕАЗ	ГА	**9**, 13
Rumex graminifolius Lamb.	ЕАЗ	АА	**10**, 18
R. thyrsiflorus Fingerh.	ЕАЗ	ГА	**13**
Polygonum bistorta L.	ЕАЗ	Б	**9**, 10
P. laxmannii Lepech.	С	АБ	**17**
P. viviparum L.	Ц	ГАА	1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, **15**, 16, 17, 18, 20, 23
Stellaria crassifolia Ehrh.	Ц	АБ	12, **18**
S. palustris Retz.	ЕАЗ	Б	11, **12**, 18
S. peduncularis Bunge	ЕАЗ	ГАА	3, 5, 6, 7, 9, 10, 12, 13, **14**, 15, 17, 20, 21, **22**, 23
Cerastium arvense L.	Ц	АБ	19, **22**
C. jenisejense Hult.	ЕАЗ	ГАА	**7**, 11, 16
C. maximum L.	С	ГА	**13**, 15, **20**
Sagina intermedia Fenzl.	Ц	А	**4**
Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell.	Ц	АА	**16**
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	С	АА	1, 2, **3**, 4, 5, 13, 15
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	Ц	АА	**2**, **20**
Eremogone polaris (Schischk.) Ikonn.	ЕАЗ	А	9, **13**, 20
Gastrolychnis angustiflora Rupr.	Е	ГА	**2**, **13**, **20**

Виды	Географические группы		Местообитания
	I	II	
Dianthus repens Willd.	С	ГА	2, 3, 9, **10**, **13**, 14, 15, 20, 22
Caltha arctica R. Br.	С	А	11, 12, **18**
C. palustris L.	ЕАЗ	Б	12, 18
Trollius asiaticus L.	С	Б	6, 7, 9, **11**, 14, 18
Ranunculus borealis Trautv.	ЕАЗ	ГА	6, 7, 8, 9, 10, 11, 14, 15, 16, 17, 20, 23
R. glabriusculus Rupr.	Е	ГА	7, 9
R. hyperboreus Rottb.	Ц	А	12, 21
R. lapponicus L.	Ц	ГАА	**10**, 12, 17, 18
R. monophyllus Ovcz.	ЕАЗ	Б	**14**, 16
R. nivalis L.	Ц	А	**8**, 16
R. pallasii Schlecht.	Ц	А	**12**, 18
R. pygmaeus Wahlenb.	Ц	А	**8**, 16, 21
Eutrema edwardsii R. Br.	Ц	АА	**4**, **6**, 7, 18
Descurainia sophioides (Fisch) O. E. Schulz	С	ГА	**20**
Cardamine macrophylla Willd.	С	Б	**10**
C. pratensis L.	Ц	АБ	**10**, 11, 12, 18
Arabis septentrionalis N. Busch	С	А	**2**, 15
Draba hirta L.	Ц	ГАА	**13**, 15, **20**
D. nivalis Liljebl.	Ц	А	**13**
D. pseudopilosa Pohle	С	А	**5**
Parria nudicaulis (L.) Regel	ЕАЗ	АА	**1**, **3**, 5, 7
Parnassia palustris L. subsp. *neogea* (Fern.) Hult.	Ц	ГАА	6, 7, 8, 13, **14**, 18, 23
Saxifraga bronchialis L.	С	АБ	3, **13**, 14, 15
S. cernua L.	Ц	АА	7, 14, **15**
S. foliolosa R. Br.	Ц	АА	**12**, **18**
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	Ц	АА	7, **8**, **14**, **16**, **17**
S. nelsoniana D. Don	С	А	**5**, **6**, 7, 8, 11, 14, 16
Chrysosplenium alternifolium subsp. *sibiricum* (Sér. ex DC.) Hult.	ЕАЗ	АБ	6, **12**
Rubus arcticus L.	ЕАЗ	Б	6, **7**, 9, 10, 17
R. chamaemorus L.	Ц	АБ	7, **10**, 17, 18
Comarum palustre L.	Ц	АБ	12, 18
Potentilla kuznetzowii (Govor.) Juz.	Е	А	**13**
P. stipularis L.	С	ГАА	**13**, 15, 20
Sibbaldia procumbens L.	Ц	АА	**9**
Dryas octopetala L. subsp. *subincisa* Jurtz.	ЕАЗ	А	1, 2, 3, 8, 9, 10, **13**, 14, **15**, 20
D. punctata Juz.	ЕАЗ	АА	**2**, 5, **8**, **13**, 15
D. × *vagans* Juz.	ЕАЗ	А	**13**, 15
Astragalus alpinus L. subsp. *arcticus* Lindm.	Ц	А	3, 7, **13**, 14, 15, 16, **17**, 18, 20, 22, 23
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. subsp. *arcticum* (B. Fedtsch.) P. W. Ball	ЕАЗ	А	1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 13, 14, 15, **16**, 17, 18, 20, 21, 22, 23
Vicia cracca L.	ЕАЗ	Б	**16**, **18**
Geranium krylovii Tzvel.	С	ГАА	**9**, 16
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	С	ГАА	1, 2, 3, 4, 5, 7, **9**, 10, 14, 17, 18, 20
Viola biflora L.	ЕАЗ	АА	**9**, 16
V. epipsiloides A. Löve et D. Löve	ЕАЗ	ГА	**12**
Epilobium davuricum Fisch.	Ц	ГАА	4
E. palustre L.	Ц	АБ	12, **18**
Hippuris vulgaris L.	Ц	АБ	**18**, 19
Pachypleurum alpinum Ledeb.	ЕАЗ	АА	6, 7, **9**, 13, 20
Angelica decurrens (Ledeb.) B. Fedtsch.	С	Б	**10**, 16
Pyrola grandiflora Rad.	Ц	АА	1, 5, 7, **10**, 17, 18
P. minor L.	Ц	Б	6, 7, 8, 9, **17**
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	С	Б	**17**
Ledum decumbens (Ait.) Lodd ex Steud.	ЕАЗ	ГАА	1, 2, **3**, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 17, 18, 20
Andromeda polifolia L. subsp. *pumila* V. Vinogr.	Ц	ГА	**10**, 18
Arctous alpina (L.) Niedenzu	Ц	ГАА	2, 3, 5, 8, 9, 10, 13, 15, 20

Виды	Географические группы		Местообитания
	I	II	
Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm.	Ц	ГАА	*1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 10, 14, 16, 17, 18, 20*
V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd) Hult.	Ц	ГАА	*1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 17, 20*
Androsace septentrionalis L.	Ц	АБ	***13**, 14, 15*
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	ЕАЗ	Б	***19***
Armeria maritima (Miller) Willd. var. *labradorica* (Wallr.) Lawrence	Ц	А	***3**, 13, 14, 20, 22*
Comastoma tenellum (Rottb.) Toyokumi	Ц	ГАА	*13*
Menyanthes trifoliata L.	Ц	Б	***18***
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	ЕАЗ	ГАА	*6, 7, 11, 12, 16, 17*
P. boreale Adams	ЕАЗ	ГАА	*10, 13, 15, 18, **20***
Myosotis asiatica (Vesterg.) Schischk. et Serg.	ЕАЗ	АА	*7, 13, 14, 15, 16, **17***
M. palustris (L.) L.	ЕАЗ	Б	*14, **17**, 18*
Thymus reverdattoanus Serg.	С	ГА	***2**, 3, 13*
Lagotis glauca Gartn. subsp. *minor* (Willd.) Hult.	С	АА	***7, 8, 10**, 18*
Veronica longifolia L.	ЕАЗ	Б	***7, 11**, 16*
Castilleja arctica Kryl. et Serg.	С	ГА	*3, 13, **14**, 15, 18, 20*
Pedicularis compacta Steph. ex Willd.	С	ГАА	*7, **14**, 15, 16*
P. hirsuta L.	ЕАЗ	А	*2, **3***
P. hyperborea Vved.	С	ГА	***12***
P. labradorica Wirsing	С	ГАА	*5, **9**, 10*
P. lapponica L.	Ц	ГАА	*1, 4, 5, 7, 9, **10**, 16, 18*
P. oederi Vahl	ЕАЗ	АА	*1, 3, 5, 7, 8, 9, 10, 13, 14, 15*
P. sceptrum-carolinum L.	ЕАЗ	Б	***6, 10, 17**, 20*
P. sudetica Willd. subsp. *albolabiata* Hult.	С	А	*6, 7, 8, 11, 16, 17, 18, 21*
P. sudetica subsp. *interioroides* Hult.	С	А	***9, 16**, 18*
P. verticillata L.	ЕАЗ	ГАА	*3, 13, 15, 18, **20**, 23*
Pinguicula vulgaris L.	Ц	Б	***18***
Galium brandegii A. Gray	Ц	ГАА	*16, 18*
G. uliginosum L.	С	ГА	***16, 17***
Linnaea borealis L.	Ц	Б	***9***
Valeriana capitata Pall. ex Link	ЕАЗ	ГАА	*1, 2, 3, 4, 5, 7, 11, 15, 17, 18*
Campanula langsdorffiana Fisch. ex Trautv. et Mey.	ЕАЗ	АБ	*3, 5, 9, **13**, 14, 15, 20, 22*
Solidago lapponica With.	Е	ГА	***9, 13***
Erigeron borealis (Vierh.) Simm.	Е	А	***13**, 15*
E. eriocephalus J. Vahl	Ц	А	***13***
E. politus Fries	Ц	Б	***23***
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	ЕАЗ	Б	***9***
A. villifera Boriss.	ЕАЗ	АА	*7, **9**, 13, 14, 15, 18, 20*
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.	Ц	ГАА	*6, 7, 8, **9**, 11, 13, 14, 15, 18, 20, 22, 23*
Tripleurospermum hookeri Sch. Bip.	Ц	А	*19, **20***
Artemisia tilesii Ledeb.	С	А	***13**, 14, 15, 23*
Petasites frigidus (L.) Cass.	ЕАЗ	АБ	*6, 7, 8, 10, 11, **14**, 17, 18, 21*
Arnica iljinii (Maguire) Iljin	С	ГА	***9***
Senecio congestus (R. Br.) DC.	ЕАЗ	ГА	*23*
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.	Ц	АА	***6, 13, 14, 15, 16**, 23*
T. glabrum DC.	С	А	***16***
T. gydanicum Rebr. et Tzvel.	С	ГА	***13, 15***
T. lateritium Dahlst.	С	А	***13***
T. nivale Lange ex Kihlm.	ЕАЗ	А	*7, **11, 13***
Crepis nigrescens Pohle	Е	ГА	***19***

Примечание. Географические группы: I — долготные, II — широтные. Виды: Ц — циркумполярные и почти циркумполярные; ЕАЗ — широко распространенные в Евразии, а также заходящие незначительно в Северную Америку; С — сибирские, в том числе заходящие на Аляску и незначительно на север Канады; Е — европейские, амфиатлантические, доходящие до Западносибирской Арктики, и собственно европейские, едва заходящие в Сибирь; Б — бореальные; АБ — арктобореальные; ГА — гипоарктические; ГАА — гипоарктоальпийские; А — арктические; АА — арктоальпийские. *1—23* — местообитания, приведенные в табл. 1. Полужирные цифры — местообитания, имеющие гербарное подтверждение.

ТАБЛИЦА 3

Соотношение долготных и широтных географических групп в ЛФ «Чугорьяха»

Фракции							Всего
долготные	широтные						
	бореальная		гипоарктическая		арктическая		
	Б	АБ	ГА	ГАА	А	АА	
Циркумполярная	16 / 7.6	12 / 5.7	11 / 5.2	22 / 10.5	23 / 11.0	20 / 9.5	104 / 49.5
Евразиатская	13 / 6.2	3 / 1.4	6 / 2.9	11 / 5.2	8 / 3.8	10 / 4.8	51 / 24.3
Сибирская	6 / 2.9	1 / 0.5	14 / 6.7	6 / 2.9	13 / 6.2	4 / 1.9	44 / 21.0
Европейская	—	1 / 0.5	6 / 2.9	2 / 1.0	2 / 1.0	—	11 / 5.2
Всего в группе	35 / 16.7	17 / 8.1	37 / 17.6	41 / 19.5	46 / 21.9	34 / 16.2	210 / 100
Всего во фракции	52 / 24.8		78 / 37.1		80 / 38.1		210 / 100

Примечание. Обозначения широтных групп видов даны в табл. 2. Над чертой — абсолютное число видов, под чертой — число видов, %.

Обращает на себя внимание повышенная активность некоторых видов: *Festuca ovina, Salix nummularia, Stellaria peduncularis, Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum, Pedicularis oederi.* Кустарнички *Empetrum subholarcticum, Ledum decumbens, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, V. vitis-idaea* subsp. *minus* доминируют в водораздельных сообществах.

По видовому богатству выделяются сообщества склонов южных румбов (*9, 13*), для которых характерно большое число видов в одном сообществе, а также надпойменные террасы р. Чугорьяха и Тазовской губы (*18*), что связано с разнообразием микроэкотопов. Наибольшей видовой обедненностью отличаются водораздельные тундры на супесчаных и песчаных, а также на суглинистых почвах.

По географической структуре в ЛФ «Чугорьяха» преобладают циркумполярные виды, составляющие почти половину ЛФ (табл. 3). Европейских видов, едва заходящих в Западносибирскую Арктику, меньше всего — 5.2%. В арктической фракции всего на 2 вида больше, чем в гипоарктической, однако по ценотической роли гипоарктические виды занимают ведущее место: они составляют 37.1% — это один из самых высоких уровней представленности гипоарктических видов в локальных равнинных флорах Сибири.

Таким образом, первый список локальной флоры с территории Гыданского п-ова, а также полевые наблюдения авторов в ряде пунктов западного побережья Гыдана показывают, что флора Гыданского п-ова значительно богаче флоры п-ова Ямал; на Гыданский п-ов проникают многие сибирские виды, отсутствующие на п-ове Ямал; во флоре Гыдана отмечены эндемичные расы одуванчиков, подмаренника, вейников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Т. I—X. Л., 1961—1987.

Городков Б. Н. Почвы Гыданской тундры // Тр. Полярной комиссии АН СССР. 1932. Вып. 7. С. 1—78.

Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.—Л., 1935. 142 с.

Ребристая О. В. Опыт применения метода конкретных флор в Западносибирской Арктике // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 67—90.

Ребристая О. В., Творогов В. А., Хитун О. В. Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 22—35.

Сапожников В. В., Никитина Е. В. Нижняя Обь и Обская губа. Дневник путешествия 1919 г. // Изв. Русск. геогр. о-ва. 1923. Т. 55. Вып. 1. С. 125—180.

Толмачев А. И. Предварительный отчет о поездке в низовья Енисея и в прибрежную часть Гыданской тундры летом 1926 г. // Изв. АН СССР. 1926. Сер. 6. № 18. С. 1655—1680.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Rebristaya O. V. Comparative floristic studies in the Yamal peninsula // Arctic Research. Advances and Prospects. Pt 2. Moscow, 1990. P. 249—252.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 IV 1994

SUMMARY

The list of vascular plants of local flora (LF) «Chugoriyakha» (in the south-western part of the Gydan peninsula) numbers 210 species and subspecies, belonging to 97 genera and 42 families. The distribution of species in different types of habitats is shown. Steep southern slopes and flood plains, containing from 1/4 to 1/3 of the total number of species amount of the local flora, are the floristically richest types of habitats. The comparison with local floras of Tazovsky and Yamal peninsulas revealed similarity between LF «Chugoriyakha» and LF «Laiyakha» in Tazovsky peninsula. The flora of the south-western part of Gydan peninsula differs from the other local floras of the Western Siberian Arctic by the species abundans, by the leading role of hypoarctic species and the prevailing of circumpolar ones.

УДК 581.9 (470.1) : 581.527.7

В. А. Мартыненко

СИНАНТРОПНАЯ ФЛОРА ПОДЗОНЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА

V. A. MARTYNENKO. THE SYNANTHROPIC FLORA OF THE MIDDLE TAIGA SUBZONE OF EUROPEAN NORTH-EAST

Изучен видовой состав фитоценозов, формирующихся на промышленных участках и вдоль транспортных магистралей в подзоне средней тайги Республики Коми, зафиксировано 378 видов сосудистых растений, из них 245 апофитов и 133 антропофита. Определена активность видов растений в естественном зарастании.

При промышленном освоении таежной зоны северо-востока европейской части России происходит уничтожение и нарушение лесной растительности. На возникающих при этом техногенных участках формируются производные сообщества с сильно измененным видовым составом. Нами изучалась синантропная флора равнинной части подзоны средней тайги Республики Коми на территории между реками Мезень, Луза и Печора. В растительном покрове господствуют еловые чернично-зеленомошные леса из *Picea obovata*, широко

распространены сосновые леса из *Pinus sylvestris* с лишайниковым, сфагновым, реже зеленомошным покровом. В качестве примеси в ельниках встречаются *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, в восточной части — *Pinus sibirica*. После рубок и пожаров формируются смешанные леса из ели, березы (*Betula pubescens*, *B. pendula*) и осины (*Populus tremula*). Большие пространства занимают кустарничково-сфагновые и сфагновые болота; в поймах рек располагаются луга и ивняки (*Salix dasyclados*, *S. acutifolia*, *S. phylicifolia*). В процессе антропогенной трансформации растительного покрова на первых стадиях зарастания техногенных участков деревья, кустарники, кустарнички, мхи и лишайники уступают место травам. Вначале здесь поселяются пионерные и сорные, позже — луговые травы, и только через 5—8 лет появляются всходы и молодой подрост ивы, березы и сосны.

Видовой состав сосудистых растений учитывался на территориях промышленных предприятий, буровых площадок, вдоль железных и шоссейных дорог, на отдельных отрезках трасс нефте- и газопроводов. На этих объектах было сделано более 100 описаний растительного покрова в городах Сыктывкар, Ухта, Вуктыл и их окрестностях, в селах Троицко-Печорске, Кослане, Гаме и др.

Синантропная флора состоит из апофитов — местных видов растений, попадающих на техногенные участки из природного окружения, и из антропофитов, или адвентивных видов, занесенных в таежную зону человеком из других природных зон России и соседних стран.

В списке синантропной флоры подзоны средней тайги насчитывается 378 видов сосудистых растений из 66 семейств, что составляет 47% всей флоры этой территории, из них 245 относятся к апофитам, 133 — к антропофитам (табл. 1). Главная роль в зарастании нарушенных участков принадлежит местным видам, а особенно тем из них, которые имеют широкую экологическую амплитуду и высокую семенную продуктивность (*Chamerion angustifolium*, *Tussilago farfara*, *Calamagrostis epigeios*, *Matricaria perforata* и др.). Эти же виды нередко формируют вторичные сообщества и в других странах умеренной Европы (Kopecky, 1982; Pyšek, Pyšek, 1988).

ТАБЛИЦА 1

Состав синантропной флоры средней тайги

Группы видов растений	Апофиты		Антропофиты		Всего	
	А	Б	А	Б	А	Б
Биоморфологическая						
Деревья	4	1.6	—	—	4	1.0
Кустарники	7	2.9	—	—	7	1.8
Кустарнички	4	1.6	—	—	4	1.0
Итого древесных	15	6.1	—	—	15	3.8
Травы многолетние	155	63.2	48	36.1	203	53.7
Травы одно—двулетние	75	30.6	85	63.9	160	42.3
Итого трав	230	93.8	133	100.0	363	96.0
Ценотическая						
Лесная	31	12.6	—	—	31	8.2
Луговая	110	45.0	6	4.5	116	30.7
Болотная (+прибрежно-водная)	25	10.2	3	2.2	28	7.4
Сорная	79	32.2	124	93.2	203	53.7
Всего: видов	245	100.0	133	100.0	378	100.0
родов	139		88		227	
семейств	40		26		66	

Примечание. А — число видов, Б — %.

Антропофиты в большинстве своем не играют заметной ценотической роли: они встречаются единичными экземплярами или рассеянно среди местных видов растений. Многие из них встречены в подзоне средней тайги однажды (*Veronica campylopoda, Centaurea pseudomaculosa* и др.). Лишь некоторые из заносных видов (*Melilotus albus, M. officinalis, Erigeron canadensis, Lactuca tatarica, Hordeum jubatum, Sisymbrium loeselii* и др.) доминируют и содоминируют в растительном покрове техногенных участков, проявляя склонность к натурализации. Наибольшим разнообразием антропофитов отличаются растительные сообщества, встречающиеся вдоль железных и шоссейных дорог, являющихся важнейшими путями современной миграции растений (Гусев, 1971; Парфенов и др., 1985). Имеются и такие адвентивные виды, которые заметно расширили свои ареалы в северном направлении. Например, *Amaranthus retroflexus, Echium vulgare, Medicago lupulina* еще в 50-е годы нашего столетия отмечались в Республике Коми в 1—3, а в настоящее время — в 16—20 пунктах. Случаи миграции с севера на юг единичны (*Senecio congestus, Tanacetum bipinnatum*). К довольно агрессивным антропофитам на данной территории относится *Typha angustifolia*, заселяющий сырые местообитания по обочинам транспортных магистралей и совершенно отсутствующий около водоемов подзоны средней тайги. В сводке И. А. Перфильева (1934, 1936) для всего Северного края Европейской России приводилось только 58 адвентивных видов, к 1990 г. во всей таежной зоне Республики Коми их насчитывалось 120 (Мартыненко, 1990), а к настоящему времени только в ее средней подзоне найдено 133 адвентивных вида, многие из которых встречались только по железным дорогам.

Самыми крупными семействами синантропной флоры являются *Poaceae* и *Asteraceae* (табл. 2), причем количество местных видов в их составе в 1.5—2 раза больше, чем антропофитов. Близкое или одинаковое соотношение этих двух фракций синантропной флоры имеет место в семействах *Brassicaceae, Fabaceae, Polygonaceae,* преобладание заносных видов отмечено в *Chenopodiaceae* и *Boraginaceae*, наоборот, преимущественно апофитами представлены *Rosaceae, Scrophulariaceae, Lamiaceae,* полностью — *Cyperaceae.*

Древесные жизненные формы растений составляют всего около 4% состава синантропной флоры (табл. 1), господствующее положение в ней занимают травы, причем среди апофитов преобладают многолетники, а среди антропофитов — одно—двулетники.

Ценотический анализ показал, что местные виды в растительных сообществах техногенных участков представлены в основном луговой и сорной ценотическими группами растений (*Trifolium repens, Elytrigia repens, Capsella bursa-pastoris, Chenopodium album* и др.), лесных и болотных видов немного (*Vaccinium vitis-idaea, Equisetum sylvaticum, E. palustre, Carex globularis* и др.).

ТАБЛИЦА 2

Число видов растений в ведущих семействах синантропной флоры

Семейства	Апофиты	Антропофиты	Всего	Семейства	Апофиты	Антропофиты	Всего
Asteraceae	33	21	54	*Scrophulariaceae*	12	+	16
Poaceae	37	19	56	*Fabaceae*	11	11	22
Rosaceae	17	+	19	*Polygonaceae*	9	9	18
Caryophyllaceae	16	8	24	*Lamiaceae*	8	+	11
Cyperaceae	14	—	14	*Chenopodiaceae*	+	9	12
Brassicaceae	13	16	29	*Boraginaceae*	+	8	11

Примечание. «+» — менее 5 видов.

Почти все антропофиты относятся к сорной ценотической группе (*Neslia paniculata, Nonea pulla* и др.), представители других групп среди них единичны (*Elodea canadensis, Briza media* и др.).

Вполне закономерно, что почти 3/4 апофитов — это бореальные, типичные для таежной зоны растения (*Deschampsia cespitosa, Leontodon autumnalis*). Заметную долю составляют полизональные виды с ареалами, охватывающими несколько природных зон (*Urtica dioica, Polygonum aviculare* и др.). В местах пересечения газо- и нефтепроводами заболоченных участков на них сохранялись немногие северные (гипоарктические, арктоальпийские) виды растений (*Eriophorum scheuchzeri, Betula nana* и др.).

Соотношение зональных групп растений в адвентивной фракции синантропной флоры совершенно иное. Почти половина заносных видов представлена ксероморфными термофильными травами, которые попали на север из южных безлесных областей России и соседних республик (*Chenopodium acuminatum, Euclidium syriacum, Cardaria draba* и др.). 1/3 антропофитов — полизональные виды (*Cichorium intybus, Lepidium ruderale* и др.).

Для учета ценотической роли отдельных синантропных видов в формировании растительного покрова на техногенных участках нами определялась частота встречаемости и доминирования каждого из них в выборке описаний. На основании этого составлен ряд активности синантропных видов (табл. 3). Приведенные в табл. 3 данные свидетельствуют о том, что наиболее активные на техногенных экотопах виды в большинстве своем являются и доминантами синантропных растительных сообществ (*Tussilago farfara, Chamerion angustifolium, Deschampsia cespitosa, Calamagrostis epigeios* и др.). Однако отмечены случаи доминирования на отдельных участках видов с низкими показателями встречаемости (*Lerchenfeldia flexuosa, Puccinellia distans* и др.), в том числе и заносных (*Melilotus albus, M. officinalis, Hordeum jubatum* и др.).

Уничтожение и нарушение естественной растительности в процессе хозяйственной деятельности человека приводят к формированию синантропных растительных сообществ, не имеющих аналогов в природе в пределах изученной территории. Несмотря на некоторое обогащение заносными видами, флора несет значительные потери, так как только 1/3 ее состава остается в растительном покрове техногенных участков, площади которых ежегодно увеличиваются. Происходят заметные изменения в структуре флоры, в соотношении семейств, возрастает роль одно—двулетних растений, адвентивная фракция приобретает

ТАБЛИЦА 3

Частота встречаемости (А) и доминирования (Б) наиболее активных видов, %

Виды	А	Б	Виды	А	Б
Tussilago farfara	62	19	*Leontodon autumnalis*	34	—
Chamerion angustifolium	54	7	*Cirsium setosum*	33	ед
Equisetum arvense	50	10	*Plantago major*	30	—
Deschampsia cespitosa	50	7	*Matricaria perforata*	28	ед
Agrostis tenuis	45	ед	*Cerastium holosteoides*	27	—
Taraxacum officinale	45	—	*Chenopodium album*	24	ед
Calamagrostis epigeios	44	9	*Achillea millefolium*	24	—
Elytrigia repens	44	ед	*Poa trivialis*	24	—
Trifolium repens	42	14	*Festuca pratensis*	22	—
Poa pratensis	39	—	*F. rubra*	20	—
Trifolium pratense	36	6	*Artemisia vulgaris*	20	ед
Phleum pratense	34	ед	*Equisetum sylvaticum*	20	—

Примечание. Виды с встречаемостью менее 20% в список не включены. «ед» — вид доминирует в единичных случаях.

ксероморфный характер. С целью предотвращения негативных последствий техногенного воздействия на растительный покров необходимы проведение широкомасштабных работ по рекультивации нарушенных территорий, сохранение оптимального соотношения естественной и синантропной растительности, организация мониторинга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гусев Ю. Д. Расселение растений по железным дорогам северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 3. С. 347—360.

Мартыненко В. А. Адвентивные растения таежной зоны Коми АССР // Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера. Сыктывкар, 1990. С. 7—15. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 108).

Парфенов В. И., Ким Г. А., Рыковский Г. Ф. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. Минск, 1985. 294 с.

Перфильев И. А. Флора Северного края. Архангельск, 1934. Ч. 1. 160 с.; 1936. Ч. 2-3. 401 с.

Kopecky K. Die Ruderalpflanzengesellschaften im südwestlichen Teil von Praha // Preslia. 1982. Bd 54. H. 1. S. 67—89.

Pyšek A., Pyšek P. Zur spontanen Begrünung der erzhaltigen und erzlösen Abbaudeponien in Böhmen // Preslia. 1988. Bd 60. H. 2. S. 133—156.

Институт биологии КНЦ РАН
Сыктывкар

Получено 10 III 1994

SUMMARY

The species composition of phytocoenoses, formed in the industrial lots and along the main transport roads in middle taiga subzone of Komi Republic was studied. 378 species of vascular plants are noted, among them 245 apophytes and 133 anthropophytes. The activity of plant species in natural overgrowth is determined.

УДК 581.522.69 : 582.717.3

В. М. Доронькин, В. В. Зуев

SAXIFRAGA LACTEA (*SAXIFRAGACEAE*) В ЯКУТИИ

V. M. DORONKIN, V. V. ZUEV. *SAXIFRAGA LACTEA* (*SAXIFRAGACEAE*) IN YAKUTIA

Впервые изучены ценопопуляции эндемичного вида *Saxifraga lactea* в естественных местах произрастания.

Камнеломка молочно-белая *Saxifraga lactea* Turcz. — эндемик северо-востока России. Вид распространен в Якутии: в устье р. Лены (в южной части Хараулахского хр. и кряжа Чекановского), в бассейне р. Алдан (в 58 км выше устья р. Учур, на перекате Кюнтэй); на российском Дальнем Востоке, в Хабаровском крае: в бассейне р. Мая (Комаров, 1926; Лозина-Лозинская, 1939; Караваев, 1958; Перфильева, 1974; Харкевич и др., 1983; Захарова, 1983; Егорова, 1985; Петровский, Плиева, 1987; Харкевич, 1989) (рис. 1).

Детальное ознакомление с живыми растениями *Saxifraga lactea* в природе (август, 1987 г., Якутия: окр. пос. Чекуровка в устье р. Лены) позволило произвести следующее морфологическое описание.

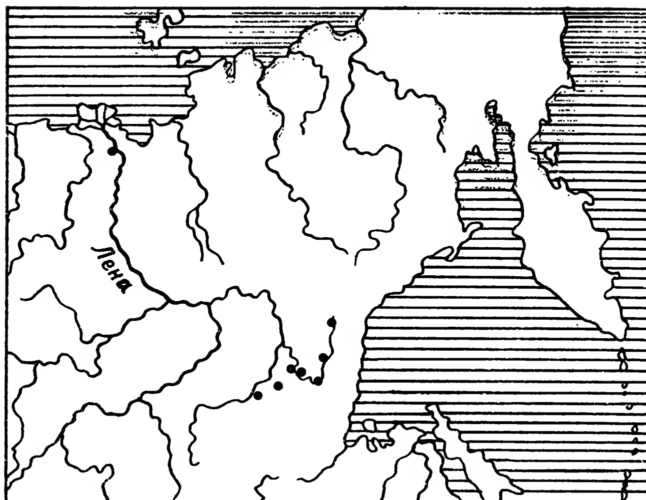


Рис. 1. Ареал *Saxifraga lactea.*

S. lactea — короткокорневищное растение, формирующее рыхлый куст. Корневище эпигеогенное, ползучее, тонкое, разветвленное, до 1 мм толщ. Побеги с полным и неполным циклами развития. Побеги с неполным циклом развития моноциклические, удлиненные, до 3—4 см выс. Генеративные побеги ди- и полициклические, прямостоячие, опушенные железками, (2) 5.5—10 (20) см выс., полурозеточные, возобновление симподиальное. Корневая система мочковатая. Листья светло-зеленые, 0.7—2.0 см дл., с клиновидным основанием, переходящим в черешок, 2.5—3 мм дл. Пластинка листа рассеченная (в основном до половины или реже более) на 3 доли, из которых боковые могут быть дополнительно слегка рассечены еще на неравные доли. Розеточные и срединные листья черешковые, 3-лопастные, верхушечные цельные или 2-лопастные. Цветков 3—7, на тонких, разной длины, слабо железистых, поникающих или вверх направленных цветоножках, цветки собраны в рыхлое метельчатое соцветие. Околоцветник колокольчатый, (4) 6—10 (13) мм в диам. Лепестки белые, продолговато-обратнояйцевидные, 5—5.5 мм дл., 2.5—3 мм шир., с тонкими жилками. Тычиночные нити уплощенные, сиреневатые; пыльники желтые. Пестик с коротким столбиком, немного длиннее тычинок. Чашечка наполовину рассеченная, с округлым основанием и продолговато-треугольными туповатыми долями, слабо железистые. Плод — многосемянная шаровидная коробочка, (1) 2—4 мм в диам. 2n = 28 (для якутских образцов: Булунский р-н, окр. пос. Чекуровка) (Жукова, Петровский, 1987).

Основные местообитания: щебнисто-каменистые осыпи по берегам рек, щебнистые влажные задернованные склоны, преимущественно почвы на карбонатных породах. Наиболее изучены местообитания в низовьях р. Лены. Растения там обычно занимают участки осыпей, прилегающие к выходам скальных пород, которые защищают их от сильных ветров. На открытых участках осыпей, как правило, *S. lactea* не встречается.

Фитоценозы с участием *S. lactea* представляют собой различные стадии зарастания каменистой осыпи с пятнистым разреженным травостоем (проективное покрытие ≈10—20%). Наибольшая встречаемость *S. lactea* наблюдается в разнотравно-овсяницевой группировке, которая тянется узкой (1.5—2.0 м) полосой по верхнему краю задернованной осыпи. Зарастание осыпи начинается с разнотравно-хвощевой стадии, переходящей в разнотравно-злаковую. Встречаются отдельные кусты ив.

Травяной покров пятнистый, со слабо выраженными фрагментарными ярусами.

Первый ярус злаковый (30—50 см), составлен *Festuca rubra* L. (cop_3—sp), *Elytrigia repens* (L.) Nevski с участием *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch., *Papaver nudicaule* L., *Polygonum riparium* Georgi.

Второй ярус представлен мелким разнотравьем (10—15 см): *Saxifraga sibirica* L., *S. lactea* (sp—sol), *Pedicularis amoena* Adam ex Stev., *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht., видами *Draba* и *Arabis*. Встречаются также *Polygonum acetosum* Bieb., *P. viviparum* L., *Rumex acetosella* L., *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip., *Artemisia mongolica* (Bess.) Fisch. ex Nakai, *Petasites frigidus* (L.) Cass., кроме того, *Sanguisorba officinalis* L., *Equisetum arvense* L., *Poa angustifolia* L., *Chamerion latifolium* (L.) Holub, *Salix glauca* L., *S. dasyclados* Wimm. и др. В целом видовое разнообразие невелико: на площади 100 м^2 насчитывается в среднем 27 видов, из которых наиболее богаты видами семейства *Asteraceae* и *Polygonaceae*.

По шкале феноценотипов Л. Г. Раменского (1971) *S. lactea* — эксплерент.

Авторы обследовали две ценопопуляции в Якутии согласно «Программе и методике наблюдений за ценопопуляциями видов растений „Красной книги СССР“» (Денисова и др., 1986). Обследование проведено на пробных площадках (1 м^2), заложенных в пределах контура описываемого растительного сообщества. У *Saxifraga lactea*, по нашим наблюдениям, преобладает вегетативное размножение. Счетной единицей для данного вида является клон. При исследовании ценопопуляций выделены четыре возрастных состояния — имматурное (*im*), молодое генеративное (g_1), средневозрастное генеративное (g_2) и стареющее генеративное (g_3). Некоторые морфологические и количественные показатели растений, находящихся в разных возрастных состояниях, приведены в таблице.

Возрастной спектр ценопопуляций показан на рис. 2. Ценопопуляции *S. lactea* можно отнести к дефинитивной, нормальной, неполночленной. Самое бо́льшое число особей приходится на молодые генеративные (51.1%) в первой ценопопуляции и имматурные (69.8%) — во второй. Возрастность ценопопуляции (Δ) определялась по формуле, предложенной А. А. Урановым (Уранов и др., 1987). В первой ценопопуляции этот коэффициент равен 0.413, а во второй — 0.240. Это свидетельствует о том, что воздействие первой ценопопуляции на среду обитания значительно больше, чем второй.

Плотность этого вида в первой ценопопуляции значительно меньше, чем во второй.

У большинства камнеломок распространено самоопыление (Похилько, 1984). У *S. lactea* на одном генеративном побеге было в среднем: в первой ценопопуляции — бутонов 2.5 ± 0.9, цветков 1.7 ± 0.2, плодов 1.4 ± 0.5; во второй — бутонов 0.3 ± 0.2, цветков 1.8 ± 0.3, плодов 3.2 ± 0.1.

По всей вероятности, у *S. lactea* вегетативное размножение преобладает над генеративным. В резуль-

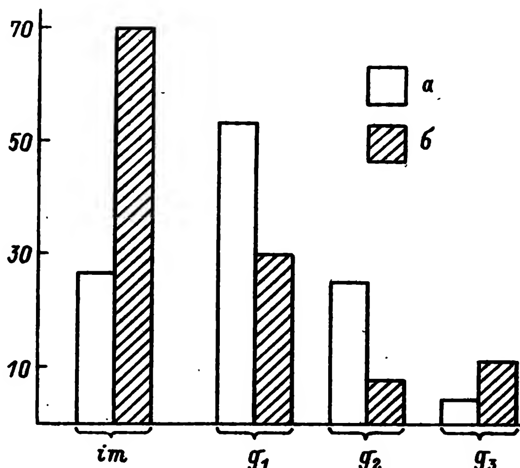


Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций *Saxifraga lactea* в сообществах (Якутия, окр. пос. Чекуровка).

а — первая ценопопуляция, Δ = 0.413; *б* — вторая ценопопуляция, Δ = 0.240. По оси абсцисс — возрастные состояния; по оси ординат — число особей, %.

Изменчивость некоторых морфологических признаков и параметров особей *Saxifraga lactea* в исследованных ценопопуляциях

Показатели	Возрастные состояния											
	im			g_1			g_2			g_3		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Первая ценопопуляция												
Высота растения, см	5.1 ± 1.3	3.5—7	96.1	5.9 ± 2.0	4—9	110.2	8.1 ± 2.0	5—11	58.0	17.1 ± 2.8	9—20	30.5
Диаметр цветка, мм	—	—	—	8.0 ± 1.4	6—10	78.4	9.5 ± 0.4	6—12	17.9	9.4 ± 1.0	8—13	78.7
Число бутонов, шт./м^2	—	—	—	13.6 ± 6.4	7—20	76.5	3.3 ± 2.4	1—6	118.2	3.0 ± 1.4	1—5	56.7
Число цветков, шт./м^2	—	—	—	7.1 ± 6.2	1—15	138.0	8.5 ± 3.4	5—13	64.7	3.1 ± 3.4	0—7	200
Число плодов, шт./м^2	—	—	—	0.6 ± 0.6	0—1	166.7	2.4 ± 1.4	1—4	216.7	3.6 ± 1.6	2—7	66.7
Вторая ценопопуляция												
Высота растения, см	8.2 ± 1.2	6—9.5	40.2	9.2 ± 1.4	6—11	45.6	13.3 ± 1.6	8—15	72.9	13.5 ± 1.0	9—15	27.4
Диаметр цветка, мм	—	—	—	8.3 ± 0.6	7—9	21.7	8.5 ± 0.1	8—9	7.1	10.0	—	—
Число бутонов, шт./м^2	—	—	—	0.8 ± 0.8	0—2	100.0	0.6 ± 0.8	0—2	150.0	—	—	—
Число цветков, шт./м^2	—	—	—	7.4 ± 5.6	2—13	83.8	17.8 ± 10.8	7—30	66.3	0.8 ± 1.6	0—3	225.0
Число плодов, шт./м^2	—	—	—	7.4 ± 4.0	3—12	60.8	16.2 ± 8.0	7—25	53.7	34.4 ± 22.6	12—57	72.7

Примечание. 1 — средняя и ошибка средней $M \pm m$; 2 — пределы значений min—max; 3 — коэффициент вариации V.

тате партикуляции материнского растения формируются рыхлые клоны. Дочерние особи вегетативно малоподвижны и по возрастному состоянию более молодые, чем материнские, что обеспечивает удержание территории данной популяцией длительное время, но сдерживает их более широкое распространение.

Вид был включен в «красные книги» СССР и РСФСР (Дикорастущие..., 1975; Редкие..., 1981; Малышев, 1988), в региональные списки видов, нуждающихся в охране (Редкие..., 1980; Перфильева, 1987). Фитоценозы *S. lactea*, по интегральной созологической оценке (Стойко, 1982, 1983), относятся ко II классу. Виды данных фитоценозов имеют тенденцию к сокращению ареала в силу естественноисторических причин, а также под воздействием антропогенных факторов. *S. lactea* сохраняется на территории Усть-Ленского заповедника (Егорова, 1985; Перфильева, 1987). Желательно организовать контроль за состоянием популяций и изучение биологии данного вида в природе с одновременным его культивированием в ботанических садах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Денисова Л. В., Никитина С. В., Заугольнова Л. Б. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений «Красной книги СССР». М., 1986. 34 с.

Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Красная книга / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1975. 230 с.

Егорова А. А. Конспект флоры сосудистых растений // Растительный и животный мир дельты реки Лены. Якутск, 1985. С. 24—28.

Жукова П. Г., Петровский В. В. Кариотаксономическое изучение некоторых видов рода *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) из Северной Азии // Бот. журн. 1987. Т. 75. № 5. С. 632—640.

Захарова В. И. Редкие виды растений долины реки Алдан // Бюл. н.-тех. информ. Биологические проблемы Севера. Якутск, 1983. С. 24—25.

Караваев М. Н. Конспект флоры Якутии. М.—Л., 1958. 190 с.

Комаров В. Л. Введение в изучение растительности Якутии // Тр. Комис. по изучению Якутской АССР. Т. 1. Л., 1926. 186 с.

Лозина-Лозинская А. С. Род *Saxifraga* L. // Флора СССР. М.—Л., 1939. Т. 9. С. 138—199.

Малышев Л. И. Камнеломка молочно-белая — *Saxifraga lactea* Turcz. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 416.

Перфильева В. И. Сем. *Saxifragaceae* Juss. — Камнеломковые // Определитель высших растений Якутии. Новосибирск, 1974. С. 303—312.

Перфильева В. И. Камнеломка молочно-белая — *Saxifraga lactea* Turcz. // Красная книга Якутской АССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск, 1987. С. 94—95.

Петровский В. В., Плиева Т. В. Новинки для флоры низовьев реки Лены // Нов. сист. высш. раст. 1987. Т. 24. С. 234—236.

Похилько А. А. Сем. *Saxifragaceae* — Камнеломковые // Биологическая флора Мурманской области. Апатиты, 1984. С. 150—189.

Раменский Л. Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 327 с.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 264 с.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 224 с.

Стойко С. М. Категоризация редких, уникальных и типичных фитоценозов и их интегральная созологическая оценка // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновениия экосистем. Матер. I Всесоюз. конф. по охране редких растительных сообществ. М., 1982. С. 5—7.

Стойко С. М. Экологические основы охраны растений, уникальных и типичных фитоценозов // Бот. журн. 1983. Т. 69. № 11. С. 1574—1583.

Уранов А. Л., Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. и др. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношение). М., 1987. 131 с.

Харкевич С. С., Буч Т. Т., Якубов В. В., Яшенкова Г. В. Материалы к изучению флоры Аяно-Майского района Хабаровского края // Нов. сист. высш. раст. 1983. Т. 20. С. 203—224.

Харкевич С. С. Сем. Камнеломковые — *Saxifragaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 122—190.

Центральный сибирский
ботанический сад РАН
Новосибирск

Получено 7 XII 1993

SUMMARY

The coenopopulations of an endemic species *Saxifraga lactea* are studied in natural habitats for the first time.

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 8

УДК 581.55

С. Н. Кирпотин

ЦЕНОБИОМОРФЫ ТРАВЯНОГО ЯРУСА ЮЖНОТАЕЖНЫХ КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

S. N. KIRPOTIN. COENOBIOMORPHS OF THE HERBACEOUS LAYER IN THE TAIGA (WEST SIBERIA) PINE (*PINUS SIBIRICA*) FORESTS

Предложен рабочий вариант системы ценобиоморф растений, основанный на их способности создавать вертикальную и горизонтальную структуру биогеоценоза посредством определенного размещения листовых поверхностей в пространстве. Проведен анализ вертикального распределения фитомассы в разных типах травостоев южнотаежных кедровых биогеоценозов. Показано, что по набору ценобиоморф растений, имеющих различный характер пространственного листорасположения, определяется специфика вертикального распределения фитомассы в каждой парцелле биогеоценоза.

В ботанической литературе понятие «жизненная форма растений» трактуется по-разному. Примером этого являются сложившиеся в настоящее время разные направления в изучении жизненных форм — морфоэкологическое, онтогенетическое, эколого-географическое, таксономическое, эволюционное (Правдин, 1986). Можно также дополнительно выделить структурно-морфологический, или физиономический, аспект их изучения, когда жизненные формы растений используются для описания пространственной структуры сообществ и облика ландшафтов. Истоками последнего направления являются работы основоположника учения о жизненных формах растений А. Гумбольдта. Гумбольдт выделял жизненные формы, если говорить современным языком, основываясь на ландшафтно-экологических позициях. Он понимал основные типы этих форм как структурные элементы, «...распределением и группировкой которых определяется физиономия растительности страны..., которые массой общего впечатления индивидуализируют местность» (Гумбольдт, 1936 : 84). В дальнейшем физиономическое направление Гумбольдта было признано узким и малоперспективным, а учение о жизненных формах претерпело существенные изменения, что связано в первую очередь с его биологизацией и экологизацией (Серебряков, 1962).

Однако физиономические признаки растительного покрова, на которые предлагал опираться Гумбольдт, имеют большую индикационную значимость, например, при дистанционных методах исследований по сравнению с такими традиционными характеристиками, как видовой и экологический состав сообществ (Базанов, 1988).

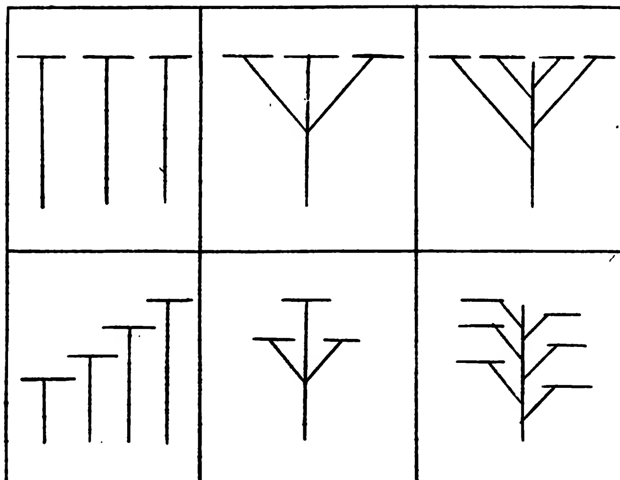


Рис. 1. Варианты пространственного листорасположения.
Объяснения в тексте.

В то же время тщательное стационарное изучение механизмов ассоциирования растений в сообщество и их дальнейшего взаимодействия также может быть основано на детальной оценке морфометрических особенностей растительных особей и их композиций.

При стационарном изучении южнотаежных кедровых лесов Западной Сибири (Кирпотин, 1987) нами показано, что среди важнейших морфометрических показателей, определяющих пространственную структуру травостоя этих лесов, находятся характер размещения и ориентация листовых поверхностей в пространстве.

На основе этих признаков была разработана система ценобиоморф травянистых растений, предлагаемая в настоящей статье. В нашей системе совершенно не учитываются такие традиционные признаки, как характер ветвления и способы нарастания осевых органов, поскольку одна и та же конструкция стебля может обеспечить несколько вариантов пространственного размещения листьев, и наоборот, побеги разной конструкции формируют в ряде случаев однотипные структуры (рис. 1).

Выделены две основные группы травянистых растений с различным пространственным размещением листьев.

1. Растения, имеющие листовые поверхности, обеспечивающие преимущественно горизонтальное заполнение пространства (formae horizontaliter versae platyphyllae — горизонтально ориентированные плосколистные формы):

а) листья, распластанные в припочвенном слое; сюда можно отнести всевозможные розеточные формы: *Taraxacum* L., *Androsace* L., *Plantago* L. и др., а также некоторых представителей таежного мелкотравья: *Oxalis acetosella* L., *Adoxa moschatellina* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Viola uniflora* L. (formae horizontaliter versae platyphyllae explanatae — распластанные, горизонтально ориентированные плосколистные формы);

б) листья, вынесенные над почвой, но расположенные в плоскости, параллельной ее поверхности: *Aconitum septentrionale* Koell, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Paeonia anomala* L. и другие вегетирующие формы разнотравья и крупнотравья (formae horizontaliter versae platyphyllae adscendentes — приподнятые, горизонтально ориентированные плосколистные формы).

2. Растения, имеющие расположение листьев, обеспечивающее одинаково хорошее заполнение пространства как в горизонтальном, так и в вертикальном

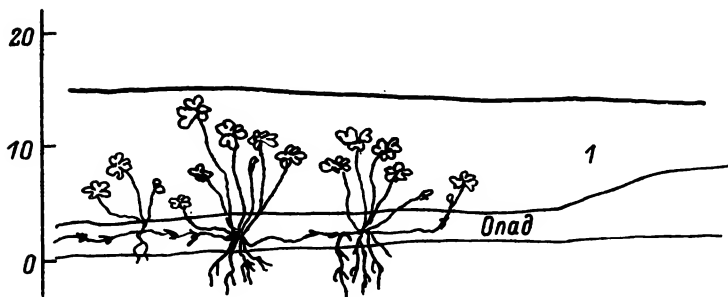


Рис. 2. Мелкотравно-мертвопокровная парцелла (вертикальная структура травостоя).
1 — субгоризонт мелкотравья. По вертикальным осям на рис. 2—6 — высота, см.

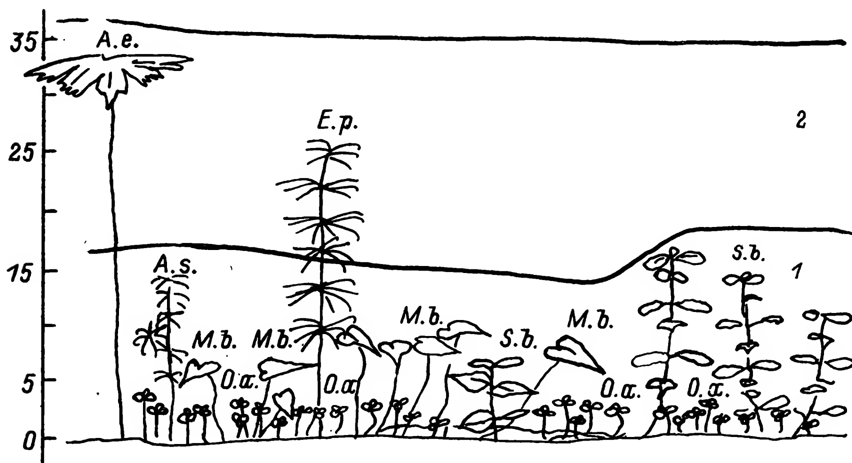


Рис. 3. Мелкотравная парцелла (вертикальная структура травостоя).
Субгоризонты: *1* — мелкотравья, *2* — разнотравья. *A. e. — Aconitum excelsum, A. s. — Abies sibirica, E. p. — Equisetum pratense, M. b. — Majanthemum bifolium, O. a. — Oxalis acetosella, S. b. — Stellaria bungeana.*

направлении, т. е. формирующие своими листьями не плоскостную, а объемную конструкцию (formae implentententes — объемные формы):

а) вертикальное (внеярусное) расположение листьев; сюда отнесена бóльшая часть злаков и осок (formae extratabulatae); среди них можно выделить формы с дуговидно изогнутыми листьями (formae extratabulatae arcuatae) и формы со щетинистыми, вертикально ориентированными листьями (formae extratabulatae verticaliter versae);

б) четко выраженное этажное листорасположение: оно свойственно большей части представителей лугового разнотравья и генеративным формам лесного разнотравья и крупнотравья (formae tabulatae — этажные формы).

Выделение жизненных форм со структурно-биогеоценотических позиций позволяет объяснить реальную стратификацию фитомассы в биогеоценозах разных типов. Так, в обследованных нами темнохвойных лесах (Кирпотин, 1987) в структурном плане можно выделить от 1 до 5 субгоризонтов травостоя в разных парцеллах. На мелкотравно-мертвопокровных участках выражен только 1 горизонт мелкотравья, но и тот фрагментарен (рис. 2). На мелкотравных участках с элементами разнотравья выделены 1—2 субгоризонта — хорошо выраженный мелкотравный и разрозненный разнотравный (рис. 3). В разнотравных парцеллах наблюдаются 2—4 субгоризонта — мелкотравный и 2—3 субгоризонта, сформированных листовыми поверхностями вегетирующих

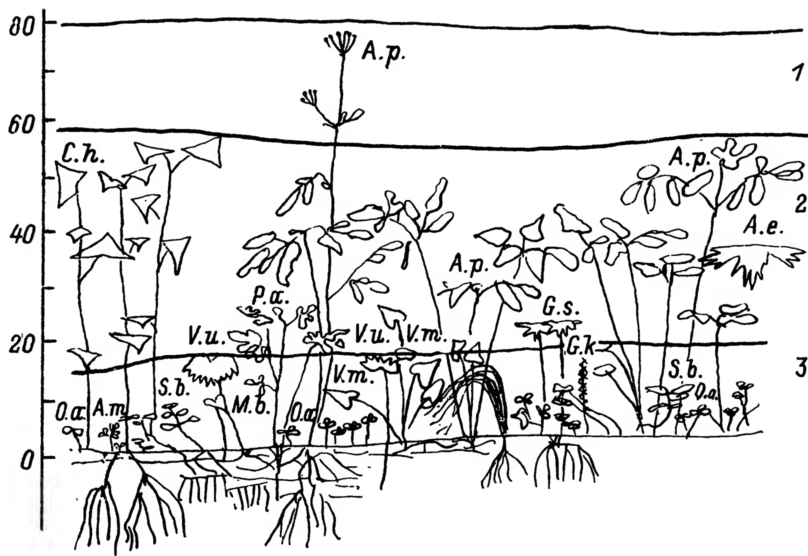


Рис. 4. Разнотравная парцелла (вертикальная структура травостоя).

Субгоризонты: *1* — генеративных верхушек разнотравья, *2* — листовых поверхностей разнотравья, *3* — мелкотравья. *A. e.* — *Aconitum excelsum*, *A. m.* — *Adoxa moschatellina*, *A. p.* — *Aegopodium podagraria*, *C. h.* — *Cacalia hastata*, *G. k.* — *Galium krylovii*, *G. s.* — *Geranium sylvaticum*, *M. b.* — *Majanthemum bifolium*, *O. a.* — *Oxalis acetosella*, *P. a.* — *Paeonia anomala*, *S. b.* — *Stellaria bungeana*, *V. m.* — *Viola mirabilis*, *V. u.* — *Viola uniflora*.

представителей разнотравья и крупнотравья (рис. 4). На крупнотравных участках полян добавляется разреженный субгоризонт генеративных верхушек крупнотравья (рис. 5).

Такое различие структурного плана, как количество субгоризонтов, связано прежде всего с набором жизненных форм растений, характерных для каждого типа участков. Травостой мелкотравных парцелл представлен преимущественно формами, имеющими распластанные в припочвенном слое или вынесенные на незначительную высоту широкие, мезофильного облика листья, образующие тонкий, пленочного типа слой (иногда фрагментарный) параллельно поверхности почвы.

На разнотравных и крупнотравных участках представлены, во-первых, растения различных размерных классов, уже это способствует формированию более сложной, дифференцированной по вертикали конструкции. Во-вторых, в большей степени, а иногда и преимущественно встречаются растения с четко выраженным этажным листорасположением, позволяющим хорошо заполнять пространство в вертикальном направлении. В злаковых парцеллах преобладают жизненные формы с внеярусным расположением листьев (рис. 6).

По набору горизонтов листовых поверхностей травостоя определяется специфика вертикального распределения фитомассы в каждой парцелле, что позволяет прогнозировать общую форму кривой распределения фитомассы и «всплески» фитомассы в определенных субгоризонтах (рис. 7). Распределение фитомассы является интегральным показателем, отражающим особенности устройства и функционирования как самого фитоценоза, так и его структурных элементов.

В. И. Вернадский (1977) большое внимание уделял «геометрическим свойствам пространства»; чрезвычайно характерным признаком в строении биосферы он считал ее физико-химическую и геометрическую разнородность. Отмечая процесс «растекания» жизни в биосфере, Вернадский полагал, что живое заполняет пространство сначала в горизонтальном направлении, осваивает узкий, однородный по своим физико-химическим характеристикам слой биосферы.

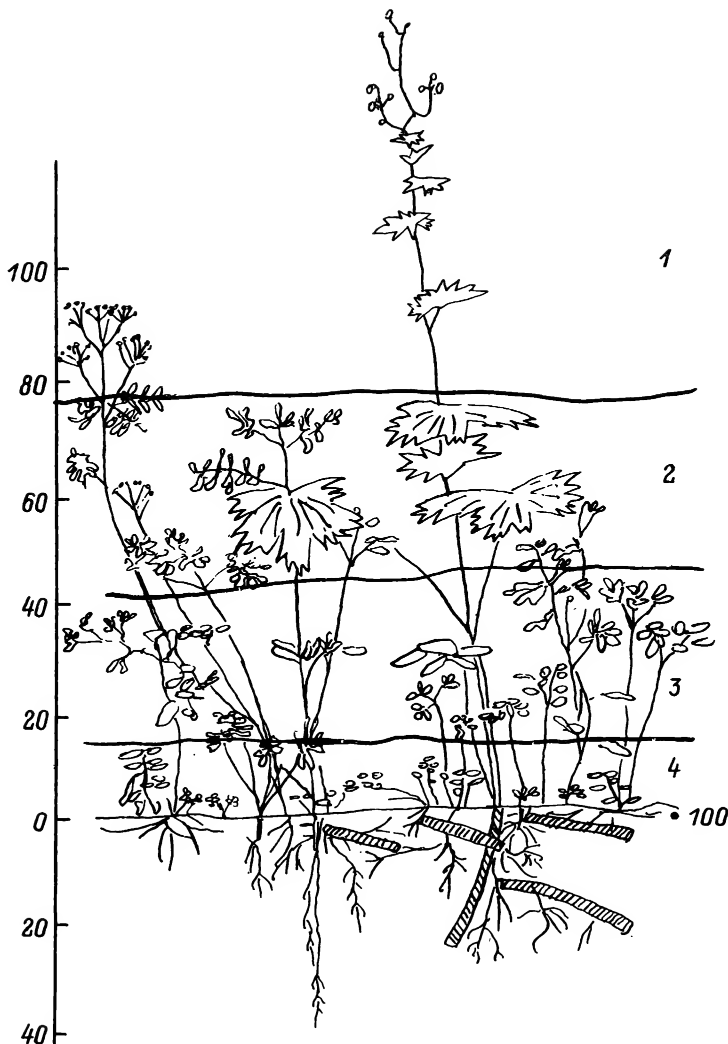


Рис. 5. Крупнотравная парцелла (вертикальная структура травостоя).

Субгоризонты: 1 — генеративных верхушек крупнотравья, 2 — листовых поверхностей крупнотравья, 3 — разнотравья, 4 — мелкотравья.

Освоение пространства в вертикальном направлении затруднено в силу ярко выраженной анизотропности биосферы в этом направлении и происходит лишь после того, как живое полностью освоит один из горизонтальных слоев.

Идеи Вернадского можно приложить к изучению эволюции пространственной структуры биогеоценозов. На первом этапе такой эволюции происходит заполнение узкого горизонтального слоя. Органы ассимиляции растений формируют примитивные 1—2-плоскостные, пленочного типа структуры, пространство между которыми по вертикали не заполнено. На втором этапе начинается вертикальная дифференциация растений в погоне за светом, что приводит к образованию сложных, высокорасчлененных вертикальных структур.

Подобная схема эволюционного развития вертикальной структуры в ряде случаев проявляется в «онтогенетическом» изменении пространственной структуры конкретных местообитаний, например в ходе восстановительных сукцессий (Кирпотин, 1985). Это своего рода биогенетический закон развития пространственной структуры фитоценозов.

Рис. 6. Вейниковая парцелла (вертикальная структура).

A. p. — *Aegopodium podagraria*, *C. c.* — *Carex caespitosa*, *C. o.* — *Calamagrostis obtusata*, *O. a.* — *Oxalis acetosella*, *S. h.* — *Stellaria holostea*.

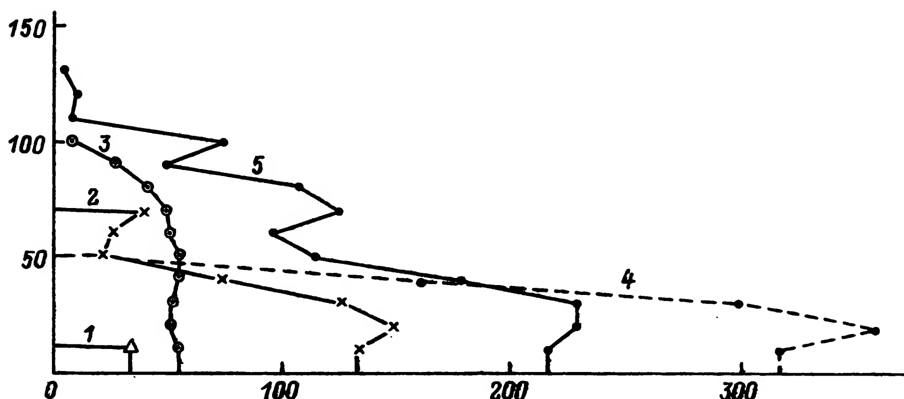


Рис. 7. Вертикальная стратификация фитомассы травостоя в разных парцеллах травяных кедровников (укосы брались со стандартных площадок — 1 м^2).

Парцеллы: *1* — мелкотравная, *2* — разнотравно-орляковая, *3* — маттеучиевая, *4* — вейниковая, *5* — крупнотравная. По оси абсцисс — фитомасса, г; по оси ординат — высота травостоя, см.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Базанов В. А. Структура болот Кетско-Чулымского междуречья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1988. 16 с.

Вернадский В. И. Размышление натуралиста. Кн. 2. Научная мысль как планетное явление. М., 1977. 191 с.

Гумбольдт А. Идеи о географии растений // География растений. М.—Л., 1936. С. 49—70.

Кирпотин С. Н. К изучению восстановительных процессов на просеках ЛЭП // Охрана и рациональное использование природных ресурсов Западной Сибири. Томск, 1985. С. 92.

Кирпотин С. Н. Геометрические аспекты изучения пространственной структуры лесного биогеоценоза. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1987. № 9003-В87. 27 с.

Правдин С. Н. Учение о жизненных формах как общебиологическая проблема // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 3—8.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Томский государственный университет

Получено 5 XII 1993

SUMMARY

Preliminary system of coenobiomorphs based on the ability of plant to create the spatial structure of biogeocoenosis by definite space distribution of leaf surfaces is presented. An analysis of vertical distribution of phytomass in herbaceous layer of different types of *Pinus sibirica* biogeocoenoses of south taiga region of West Siberia is conducted. The set of life forms with their different patterns of leaf distribution in space determines the specificity of vertical distribution of phytomass in each lot of biogeocoenosis.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.682.6(479.22)

Д. А. Очиаури

НОВЫЙ ВИД РОДА *CORYDALIS* (*FUMARIACEAE*) ИЗ ГРУЗИИ

D. A. OTSCHIAURI. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CORYDALIS* (*FUMARIACEAE*) FROM GEORGIA

Приведено описание нового для науки вида рода *Corydalis* из Грузии.

Corydalis heteropetala Otschiauri sp. nov. — Planta perennis 11—22 cm alt., tubere conico basi bi-trilobo. Caules inferne foliis squamiformibus 2—3 parvis ex axillis folia pedunculosque emittentibus praediti. Folia numerosa petiolata, petiolis 3.5—10 cm lg., biternata, segmentis laciniatis, laciniis apice vix acuminatis. Pedunculi 1—2, folia plerumque manifeste superantes. Inflorescentia apicalis, racemosa, 1—5 flora. Bracteae late ovatae 7—11 mm lg., 4—8 mm lt., integerrimae, apice cuneiformes acuminatae. Sepala paleacea, flava irregulariter orbicularia, 1.5—20 mm in diam., margine inaequidentata, medio affixa. Pedicelli 5—13 mm lg. Corolla cerea, apice atro-maculata, 21—27 mm lg., basi 4—6 mm lt.; petalum superius exterius calcari lato saccato 12—18 mm lg., inferius exterius basi calcaris rudimento bene evoluto praedita, apice inaequilonga (inferius superiore ad 3—4 mm longius). Nectarium calcari ad 1.5—3.5 cm brevius. Capsula elliptica, 8—11 mm lg., 3—4 mm lt., seminibus biseriatis. Stylus 2.5—3.5 mm lg., fructificatione persistens. Stigma horizontaliter protractum, facie stigmatica apicali papilliformi. Semina nigra, nitida orbicularia 1—1.2 mm in diam., subreticulata, caruncula subindistincta.

Typus: Georgia, Chevsuretia, Archoti, in fluxu superiore fl. Assa, in viciniis pagi Czimga, mons Czimgiskide, ad declive boreale sub rupibus 2500 m s. m. 8 VIII 1987. D. Otschiauri (TGM; isotypus — LE).

Affinitas. A *C. pallidiflora* Rupr. petalo inferiore exteriore calcaris rudimento bene evoluto praedito, corolla loco pedicelli insertionis 4—6 (nec 2.5—3.5) mm lt., necnon petalis exterioribus inaequilongis inferiore nempe guam superius ad 3—4 mm lg. (nec aequilongis vel subaequilongis), nectario calcar ad 1.5—3.5 (nec 4—5) mm superante, necnon pedunculis foliis multo longioribus (nec eis aequilongis vel nix longioribus).

Distributio. Sub rupibus in regione alpina jugi Caucasi Principalis.

Corydalis heteropetala Otschiauri — Хохлатка разногубая.

Многолетнее растение 11—22 см выс., с коническим, снизу разделенным на 2—3 доли клубнем. Стебли в нижней части несут 2—3 мелких чешуевидных листа, из пазух которых выходят листья и цветоносы. Листья многочисленные, с черешками 3.5—10 см дл., дважды тройчатые, с дольчатыми сегментами. Доли на верхушках с едва заметным остроконечием. Цветоносов 1—2, обычно заметно превышающих листья. Соцветие — верхушечная кисть с 1—5 цветками. Прицветники широкояйцевидные, 7—11 мм дл., 4—8 мм шир., цельнокрайные, на верхушке клиновидные с остроконечием. Чашелистики пленчатые, желтые, неправильно округлые, 1.5—20 мм в диам., по краю неравнозубчатые, прикреп-

ляются серединой. Цветоножки 5—13 мм дл. Венчик восково-желтый, с темным пятном на верхушке, 21—27 мм дл., 4—6 мм шир. в месте прикрепления цветоножки. Шпорец верхнего наружного лепестка широкий, мешковидный, 12—18 мм дл. Нижний наружный лепесток с сильно развитым зачатком шпорца в основании. Верхушки наружных лепестков не одинаковые по длине, нижний на 3—4 мм длиннее верхнего. Нектарник не доходит до конца шпорца на 1.5—3.5 мм. Коробочка эллиптическая, 8—11 мм дл., 3—4 мм шир., с двумя рядами семян. Столбик 2.5—3.5 мм дл., сохраняется при плодах. Рыльце горизонтально вытянутое, с сосочковидной рыльцевой поверхностью, расположенной на верхушке. Семена черные, блестящие, округлые, 1—1.2 мм в диам., слабосетчатые, с едва заметной карункулой.

Тип: Грузия, Хевсуретия, Архоти, верховья р. Ассы, окр. сел. Чимга, гора Чимгисклде, северный склон, под скалами, 2500 м над ур. м. 8 VIII 1987. Д. Очиаури (TGM; isotypus — LE).

Родство. От *C. pallidiflora* Rupr. отличается наличием на нижнем наружном лепестке сильно развитого зачатка шпорца, большей шириной венчика в месте прикрепления цветоножки, 4—6 (а не 2.5—3.5) мм, а также разной длиной наружных лепестков, где нижний длиннее верхнего на 1.5—3.5 (а не на 4—5) мм; цветоносы значительно превышают листья (а не равны им или едва превышают их).

Распространение. Встречается под скалами в альпийском поясе Главного Кавказского хр.

Государственный музей
Грузии
АН Грузии
Тбилиси

Получено 1 IV 1994

УДК 582.998.4(571.1/.5)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 8

Н. Н. Тупицына

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *HIERACIUM* (*ASTERACEAE*) ИЗ СИБИРИ

N. N. TUPITSYNA. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *HIERACIUM* (*ASTERACEAE*) FROM SIBERIA

Приведены диагнозы 5 новых видов рода *Hieracium* из Сибири.

При изучении ястребинок для «Флоры Сибири» в Гербарии им. М. Г. Попова из Центрального сибирского ботанического сада выявлен материал для описания новых видов этого рода. Ястребинки приводятся в порядке, принятом А. Я. Юксипом (1960), по секциям: *Umbellata* Fr. — *Hieracium irkutense, H. nizhnetunguskaense*; *Tridentata* Fr. — *H. putoranicum, H. chamar-dabanense*; *Vulgata* Fr. — *H. pseudofariniramum*.

Hieracium irkutense Tupitzina sp. nov. — Caulis ad 85 cm altus, stellato-pubescens, superne pilis aculeoliformibus, inferione simplicibus ad 1.5 mm longis obsitus. Folia radicalia et caulina inferiora sub anthesi nulla; folia caulina 26 (coëfficiens foliationis 0.30), media et superiora linearia, lineari-lanceolata ad 11 cm longa, 0.6 cm lata, sessilia acuta, basi cuneata, ab utroque latere dentibus 1—3 armata, marginibus revolutis, supra stellato-pubescentia, subtus et marginibus pilis stellatis et aculeoliformibus obsita. Inflorescentia paniculata (calathidiis 10—

13); pedunculi tomentosi aculeoliformiter pilosi. Involucri phylla atroviridia, exteriora revoluta, pilis simplicibus pallidis 1 mm longis dispersa, glandulis solitariis 0.3 mm longis obsita, stellato-pubescentia. Stigmata flava. (Fig. 1).

Typus: prov. Irkutsk, pagus Vesenny, 78 km a monts Bodaibo secus tractum ad Kropotkin, pratula prope viam, 17 VIII 1978, M. Ivanova, G. Mosquitina, N 2338 (NS, paratypus LE).

Affinitas. A *H. umbellato* L. involucri phyllis pilosis glandulosisque differt.

Стебель до 85 см выс., со звездчатым пушком, в верхней части с шипиковидными, в нижней с простыми волосками 1.5 мм дл. Прикорневые и нижние стеблевые листья ко времени цветения отсутствуют; стеблевых листьев 26 (коэффициент олиственности 0.30), средние и верхние линейные, линейно-ланцетные, до 11 см дл., 0.6 см шир., сидячие, острые, в основании клиновидные, с 1—3 зубцами с каждой стороны, с завернутыми краями, сверху со звездчатым пушком, снизу и по краям со звездчатыми и шипиковидными волосками. Соцветие метельчатое (10—13 корзинок); цветоносы войлочные, с шипиковидными волосками; листочки оберток темно-зеленые, наружные отогнутые, с рассеянными светлыми простыми волосками 1 мм дл., с единичными железками 0.3 мм дл., звездчато опушенные. Рыльца желтые. (Рис. 1).

Тип: Иркутская обл., пос. Весенний, в 78 км от горы Бодайбо по тракту на Кропоткин, поляны у дороги, 17 VIII 1978, М. Иванова, Г. Москвитина, № 2338 (NS, паратип LE).

Паратипы (paratypi). Иркутская обл., Бодайбинский р-н: Витимский государственный заповедник, кордон Орон, на опушке леса, 7 IX 1983, Е. Чечеткин; там же, на лугу, 6 VIII 1983, С. Иванова, Е. Чечеткин; пос. Мамакан, степной каменистый склон на левом берегу водохранилища близ плотины, 15 VIII 1978, М. Иванова, С. Юргинский; р. Бол. Патом (левый приток р. Лены), в 48 км от устья, крутой каменистый склон напротив впадения р. Дербидянки, 6 VIII 1978, М. Иванова, Белоусова; Мамско-Чуйский р-н, левобережье р. Мамы близ р. Слюдянки, на галечнике, 11 VIII 1977, М. Иванова, В. Зуев.

Родство. От *H. umbellatum* L. отличается листочками оберток с волосками и железками.

Hieracium nizhnetunguskaense Tupitzina sp. nov. — Caulis ad 55 cm altus, pilis stellatis, aculeoliformibus et simplicibus 1 mm longis sparsissimis obsitus. Folia radicalia sub anthesi nulla; caulina 27 (coëfficiens foliationis 0.50), omnia linearia ad 11 cm longa, 0.4 cm lata, sessilia acuta, basi cuneata integerrima, margine revoluta, utrinque et margine pilis stellatis et aculeoliformibus obsita. Inflorescentia corymbosa (calathidiis 5—8); pedunculi pilis stellatis et aculeoliformibus dense tecti. Involucri phylla viridia, exteriora fimbriata, glandulis nigris 0.3 mm longis sparsis et pube stellata vestita. Stigmata flava, nigro-pilosa. (Fig. 2).

Typus: prov. Krasnojarsk, distr. Ilimpiensis, ad ripam dextram fl. Tunguska Inferior, pagus Nidym, ad declive riparium schistosum, 9 VIII 1981, N. Bolshakov, N 414 (NS, paratypus LE).

Affinitas. A *H. umbellato* L. involucri phyllis fimbriatis glandulosis et foliis caulinis inferioribus sub anthesi persistentibus differt.

Стебель до 55 см выс., со звездчатыми, шипиковидными и очень редкими простыми волосками 1 мм дл. Прикорневые листья ко времени цветения отсутствуют; стеблевых листьев 27 (коэффициент олиственности 0.50), все листья линейные, до 11 см дл., 0.4 см шир., сидячие, острые, с клиновидным основанием, цельнокрайные с завернутыми краями, с обеих сторон и по краям со звездчатыми и шипиковидными волосками. Соцветие щитковидное (5—8 корзинок); цветоносы с густыми звездчатыми и шипиковидными волосками; листочки оберток зеленые, наружные бахромчатые, с редкими черными же-

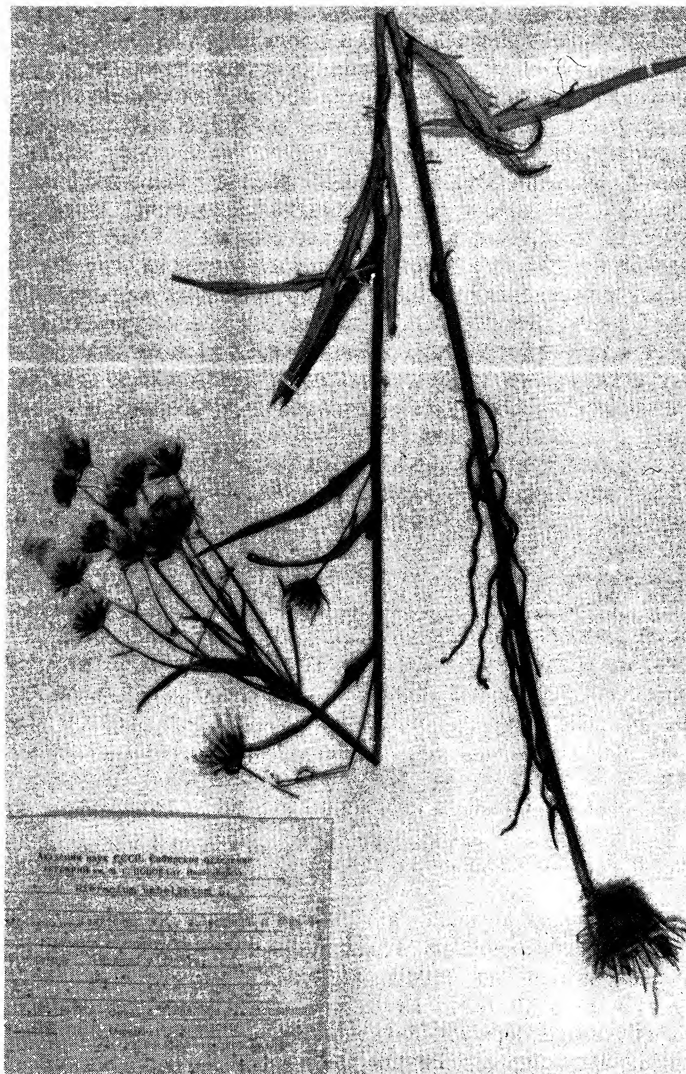


Рис. 1. *Hieracium irkutense.*

лезками 0.3 мм дл. и звездчатым пушком. Рыльца желтые, с черными волосками. (Рис. 2).

Тип: Красноярский край, Илимпийский р-н, правый берег р. Нижняя Тунгуска, пос. Нидым, береговой осыпающийся склон, 9 VIII 1981, Н. Большаков, № 414 (NS, паратип LE).

Паратипы (paratypi). Красноярский край: Илимпийский р-н, левый берег р. Нижняя Тунгуска, 120 км ниже пос. Ногинск, 25 VIII 1981, Н. Большаков; там же, каменистая вершина горы, 12 VII 1981, Н. Большаков; остров напротив пос. Нидым, галечниковая песчаная пойма, 20 VII 1981, Н. Большаков; правый берег р. Нижняя Тунгуска, пос. Учами, галечниковая пойма, 9 VIII 1981, Н. Большаков; там же, зарастающая дорога, 5 VIII 1981, Н. Большаков; пос. Байкит, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, скалисто-каменистый склон в пойме, 26 VII 1980, Н. Большаков, Н. Арсланова; там же, окраина взлетной полосы, 10 VIII 1980, Н. Большаков. Иркутская обл.:



Рис. 2. *Hieracium nizhnetunguskaense.*

Иркутский р-н, с. Пивовариха, долина р. Ушаковки, 6 VIII 1960, В. Буркова; бассейн р. Оки, пос. Киселек, сосновый лес у дороги, 18 VII 1975, С. Андрулайтис. Бурятская АССР: Муйская долина, Восточный Портал, в трещине камня у горячих источников, 1 VIII 1977, А. Чепурнов; там же, на осыпи, 20 VII 1977, А. Чепурнов; дельта р. Верхняя Ангара, оз. Типуки, покосная разнотравная поляна, 31 VII 1985, Г. Гранина; Верхнеангарская долина, истоки р. Окусикан — левого притока р. Муякан, в 1 км от пос. Восточный Портал, термальный источник, 2 VIII 1976, М. Иванова, З. Старовойтова.

Родство. От *H. umbellatum* L. отличается бахромчатыми, железистыми листочками оберток и сохраняющимися ко времени цветения нижними стеблевыми листьями.

Hieracium chamar-dabanense Tupitzina sp. nov. — Caulis ad 55 cm altus, pilis stellatis et simplicibus 2 mm longis obsitus. Folia radicalia sub anthesi nulla; caulina 7—13 (coëfficiens foliationis 0.20), media et superiora lanceolata, ad 9 cm longa, 1 cm lata sessilia acuta, basi cuneata minute dentata supra stellato-pilosa, subtus pilis stellatis et simplicibus tecta, margine breviter aculeolata; infima in

petiolum brevem attenuata. Inflorescentia corymbosa (calathidiis 4—11); pedunculi dense stellato-pilosi. Involucri phylla pallide viridia, glandulis nigris 0.3 mm longis sparsis et pilis simplicibus solitariis 0.5 mm longis vix marginata, basi stellato-pubescentia. Stigmata flava nigro-pilosa. (Fig. 3).

Typus: Chamar-Daban, ad fontes fl. Mischicha (affluxionis sinistrae tertiae), 1450—1500 m s. m. Regio subalpina, area lapidosa declivis australis abrupti, 20 VIII 1963, M. Ivanova, N 2737 (NS, paratypus LE).

Affinitas. A *H. tuvinico* Krasnob. pedunculis pilis simplicibus destitutis et involucri phyllis pilis glandulosis pluribus quam simplicibus obtectis differt.

Стебель до 55 см выс., со звездчатыми и простыми волосками 2 мм дл. Прикорневые листья ко времени цветения отсутствуют; стеблевых листьев 7—13 (коэффициент олиственности 0.20), средние и верхние ланцетные, до 9 см дл., 1 см шир., сидячие, острые, с клиновидным основанием, мелкозубчатые, сверху со звездчатым опушением, снизу со звездчатыми и простыми волосками, по краям с короткими шипиками; самые нижние оттянутые в короткий черешок. Соцветие щитковидное (4—11 корзинок); цветоносы с густыми звездчатыми волосками; листочки оберток светло-зеленые, едва окаймленные, с рассеянными черными железками 0.3 мм дл., единичными простыми волосками 0.5 мм дл., в основании со звездчатым пушком. Рыльца желтые, с черными волосками. (Рис. 3).

Тип: Хамар-Дабан, истоки р. Мишихи (третий левый приток), абс. выс. 1450—1500 м. Подгольцовый пояс, каменистый участок крутого южного склона, 20 VIII 1963, М. Иванова, № 2737 (NS, паратип LE).

Паратип (paratyp). Юго-восточное побережье оз. Байкал, 212 км между станциями Мурино и Утулик, 28 VIII 1952, И. Андреева.

Родство. От *H. tuvinicum* Krasnob. отличается цветоносами без простых волосков и листочками оберток с преобладанием железистых волосков над простыми.

Hieracium putoranicum Tupitzina sp. nov. — Caulis ad 35 cm altus, stellato-pubescens, inferne pilis simplicibus patentibus 2 mm longis obsitus. Folia radicalia sub anthesi nulla, caulina 7—8 (coëfficiens foliationis 0.25—0.30), media anguste ovata, lanceolata ad 10 cm longa, et 2.0 cm lata, sessilia acuta, basi rotundata, infima in petiolum brevem attenuata, omnia ab utroque latere dentibus 1—4 minutis praedita vel integerrima, marginibus vix revolutis, supra glabra, subtus secus nervos pilis simplicibus et stellatis sparsis, margine pilis stellatis, aculeoliformibus et simplicibus obsita. Inflorescentia paniculata (calathidiis 1—7); pedunculi dense stellato-pilosi. Involucri phylla glandulis nigris 0.3 mm longis basi densius obsita, pilis simplicibus 0.8 mm longis solitariis immixtis, stellato-pubescentia. Stigmata flava. (Fig. 4).

Typus: Putorana, lacus Chantaicus, mons Loganczi, areae quadrata R-46-123, regio silvatica 80 m s. m., areae herbosae terrassae in delta fl. Mogady, 12 VIII 1970, A. Tolmaczev, S. Andrulaitis, N 2084 (NS, paratypus LE).

Affinitas. A *H. porphyrii* Schischk. et Serg. involucri phyllis simpliciter et stellato-pilosis, foliis omnibus caulinis ad anthesin persistentibus differt.

Стебель до 35 см выс., со звездчатым пушком, в нижней части с отстоящими простыми волосками 2 мм. Прикорневые листья ко времени цветения отсутствуют; стеблевых листьев 7—8 (коэффициент олиственности 0.25—0.30), средние узкояйцевидные, ланцетные, до 10 см дл., 2 см шир., сидячие, острые, с округлым основанием, самые нижние оттянутые в короткий черешок; все листья с 1—4 небольшими зубцами с каждой стороны или цельнокрайные с едва завернутыми краями, сверху голые, снизу по жилкам с редкими простыми и звездчатыми волосками, по краям со звездчатыми, шипиковидными и простыми волосками. Соцветие метельчатое (1—7 корзинок); цветоносы густо звездчато опушенные; листочки оберток с черными железками 0.3 мм дл.,

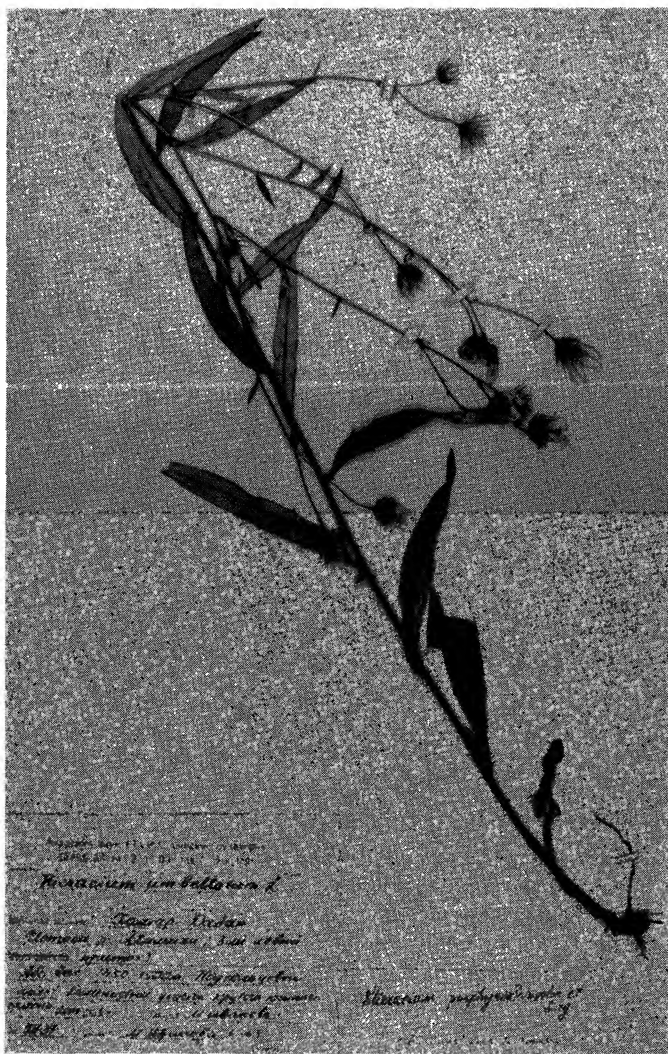


Рис. 3. *Hieracium chamar-dabanense.*

более густыми в основании, единичными простыми волосками 0.8 мм дл. и звездчатым пушком. Рыльца желтые. (Рис. 4).

Тип: Путорана, оз. Хантайское, гора Логанчи, квадрат R-46-123, в лесном поясе, 80 м над ур. м. Травянистые участки на террасе в дельте р. Могады, 12 VIII 1970, А. Толмачев, С. Андрулайтис, № 2084 (NS, паратип LE).

Паратипы (paratypi). Путорана: оз. Хантайское, гора Логанчи, в лесном поясе, 500 м над ур. м., берега горной речки, 14 VIII 1970, А. Толмачев, С. Андрулайтис; оз. Капчук, в подгольцовом поясе, слабо задернованный склон хребта, 2 VIII 1969, Н. Водопьянова, В. Парыгин.

Родство. От *H. porphyrii* Schischk. et Serg. отличается листочками оберток с простыми и звездчатыми волосками, сохраняющимися ко времени цветения на всех стеблевых листьях.

Hieracium pseudofariniramum Tupitzina sp. nov. — Caulis ad 75 cm altus, pilis stellatis ac simplicibus 2 mm longis tectus. Folia radicalia 3—4, lanceolata ad 10 cm



Рис. 4. *Hieracium putoranicum.*

longa, 3 cm lata petiolata, petiolis alatis dentatis basi dilatatis lamina minoribus; laminis acutis basi cuneatis, ab utroque latere dentibus 4—5 magnis inaequimagnis praeditis, supra subglabris, subtus secus nervum principalem et margine praecipue pilosis; caulina 3—4 (coëfficiens foliationis 0.05) radicalibus similia, inferiora petiolata, superiora sessilia. Inflorescentia corymbosa (calathidiis 7—12); pedunculi dense stellato-pilosi, pilis simplicibus solitariis et glandulosis sparsis immixtis; involucri phylla pallide viridia, pilis simplicibus solitariis 1 mm longis et glandulosis densis 0.3—0.7 mm longis marginata, stellato-pubescentia. Stigmata fusca. (Fig. 5).

Typus: prov. Irkutsk, distr. Kirenensis, fl. Czerepanicha, in silva combusta, 21 VII 1976, N. Vodopianova, A. Dmitriczenko, G. Zhendareva, Ñ 1114 (NS, paratypus LE).

Affinitas. A *H. fariniramo* Ganesch. et Zahn foliis grosse dentatis, involucri phyllis simpliciter pilosis distinguitur.

Стебель до 75 см выс., со звездчатыми и простыми волосками 2 мм дл. Прикорневых листьев 3—4, все они ланцетные, до 10 см дл., 3 см шир., на

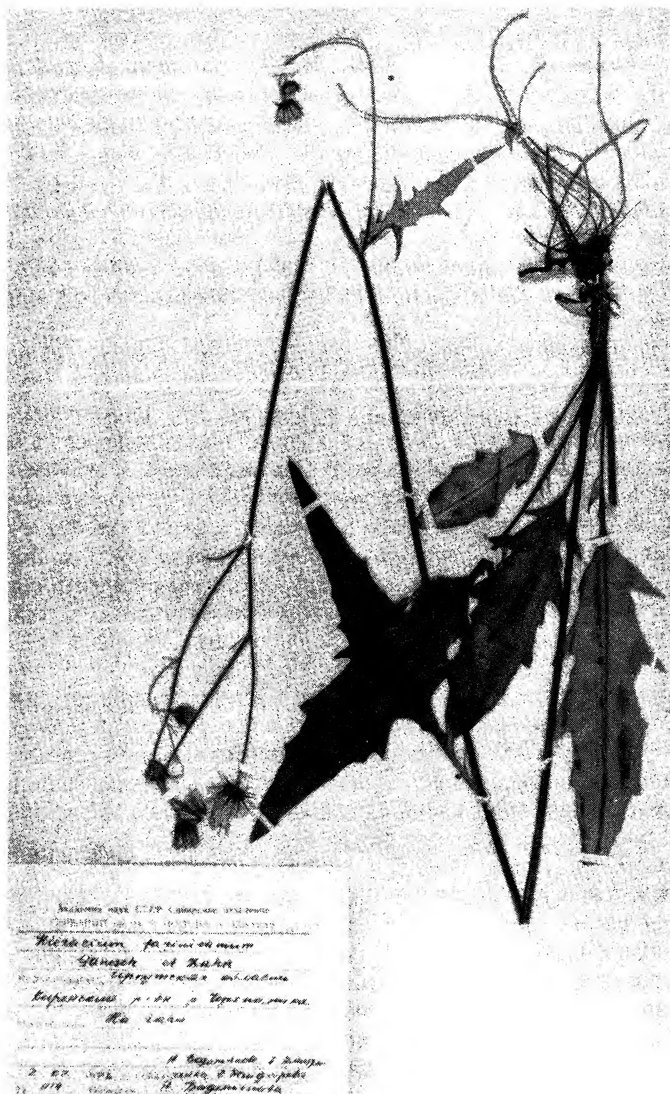


Рис. 5. *Hieracium pseudofariniramum.*

крылатых черешках с зубцами, в основании расширенных, меньших пластинок; листовые пластинки острые, в основании клиновидные, с 4—5 крупными неравными зубцами с каждой стороны, сверху почти голые, снизу преимущественно по главной жилке и по краям волосистые; стеблевых листьев 3—4 (коэффициент олиственности 0.05), они сходны с прикорневыми, нижние на черешках, верхние сидячие. Соцветие щитковидное (7—12 корзинок); цветоносы густо звездчато опушенные, с единичными простыми и рассеянными железистыми волосками; листочки оберток светло-зеленые, окаймленные, с единичными простыми (1 мм дл.) и густыми железистыми (0.3—0.7 мм дл.) волосками, звездчато опушенные. Рыльца бурые. (Рис. 5).

Тип: Иркутская обл., Киренский р-н, р. Черепаниха, на гари, 21 VII 1976, Н. Водопьянова, А. Дмитриченко, Г. Жендарева, № 1114 (NS, паратип LE).

Паратипы (paratypi). Иркутская обл.: Мамско-Чуйский р-н, пос. Бол. Северный, в 30 км от пос. Мама, выше по течению р. Витим,

щебнистая осыпь, 9 VII 1977, М. Иванова; Тайшетский р-н, д. Серьгино, березняк ольховниковый, 2 VIII 1960, Н. Тагильцева. Северо-Байкальское нагорье, в 3.5 км к юго-западу от пос. Луговского, елово-лиственничный лес, 15 IX 1961, Е. Поповичев. Оз. Байкал, северо-западный берег: мыс Большой Черемшаный, 24 VIII 1955, М. Попов, Л. Малышев; пос. Коты, падь Бол. Коты, терраса, лес, 31 VII 1963, Лебединова. Якутия: Ленский р-н, пос. Пеледуй на левом берегу р. Лены, карбонатный склон, 21 VIII 1979, М. Иванова.

Родство. От *H. fariniramum* Ganesch. et Zahn отличается крупнозубчатыми листьями, листочками оберток с простыми волосками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Юксип А. Я. Род *Hieracium* L. // Флора СССР. М.—Л., 1960. Т. 30. С. 1—731.

Красноярский государственный педагогический университет

Получено 21 II 1994

УДК 582.998.2 (571.56)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 8

К. А. Волотовский

НОВЫЙ ВИД РОДА *DENDRANTHEMA* (*ASTERACEAE*) ИЗ ЮЖНОЙ ЯКУТИИ

K. A. VOLOTOVSKY. A NEW SPECIES OF THE GENUS *DENDRANTHEMA* (*ASTERACEAE*) FROM SOUTH YAKUTIA

Dendranthema calciphilum Volot. sp. nov. — Planta perennis, 15—25 (35) cm alt. Rhizoma tenue, plus minusve ramosum. Caulis solitarius (vel caules pauci, ad 4—5), basi foliorum emortuorum fasciculis instructus, tenuis (basi 1.0—1.5 mm, raro ad 2.0 mm in diam.), arcuatus, pilis brevibus sericeis simplicibus et divaricato-bicuspidatis appressis plus minusve dense obsitus, griseo-rubellus, simplex, rarius apice 3-, maxime 6-ramosus. Folia pubescentia, griseo-veridia, eglandulosa, raro glandulae punctiformibus tecta, parva, bipinnatisecta; radicalia et basalia caulina — numerosa, approximata, petiolo lamina breviore velli aequilongo, lamina ambitu orbiculata, 0.5—1.0 cm lg., 0.5—1.0 cm lt., lobulis ultimis linearibus, apice sensim acutata, 0.6—0.8 (raro ad 1.0) mm lt.; folia caulina in numero 10—15 (17), superiora gradatim deminuta, apicalia — sessilia, pinnata, 0.4—0.5 cm lg.; folia omnia plus minusve cauli appressa. Calathidia solitaria, rarius in numero 2—4 (6); pedicelli dense tomentoso-pilosi; involucri 0.8—1.0 cm in diam. phylla extrinsecus plus minusve tomentosa, margine late membranacea, pallide colorata, apice fuscescentia. Flores ligulati albi vel albo-rosei, ligulis 8—12 mm lg., circa 2 (3) mm lt., glandulis secretoriis praediti. Flores tubulosi 2.0—2.5 mm lg., glandulis secretoriis praediti a basi sparse sericei. Achenia immatura circa 1.5 mm lg., costis leviter prominentibus. Fl. 2/2 VII—VIII.

Typus: Jakutia Australis, in cursu medio fl. Ili, 3 km infra ostium fl. Kuranach (systema fl. Gynym, Utschur), declive australe lapidosum calcareum, 35—40°, 700—800 m s. m., tundrosteppa petrophytica (*Dryas viscosa, Carex rupestris, C. trautvetteriana*), solitarie, 19 VII 1991, fl., K. Volotovsky (LE; isotypi Jakutsk).

Affinitas. Ab affinibus *Dendranthema mongolicum* (Ling.) Tzvel. et *D. maximowiczii* (Kom.) Tzvel. caulibus duplo tenuioribus (in parte media 1.0—1.5 mm, non circa 3 mm crassis), arcuati (non erectis, a basi tantum interdum arcuatis adscendentibus), omnibus partibus densius pubescentibus, foliis minoribus, breviter petiolatis (foliis radicalibus et basalibus caulinis 1—2 cm, non (2) 4—6.5 (9) cm lg.), cauli appressis (non horisontaliter vel sub angulo acuto patentibus), lobulis appropinquatis (non remotis), angustioribus (ad 1 mm lt., non 1—1.5 mm (*D. maximowiczii*) vel (1.0) 1.5—2 (4) mm (*D. mongolicum*) lt.), involucri minoris (0.8—1.0 cm, non 1.0—1.8 cm in diam.), phyllis pallido- (non atrofusco) marginatis, ligulis minoribus (8—12 mm, non 12—25 mm lg., 1.8—2 (3) mm, non 3—5 mm lt.) differt.

Distributio. Habitat in elevationis Aldanensis parte orientali: systema fl. Gynym et jugum Ket-Kap, in saxis calcareis. Species endemica, communis, sed non abunda.

Многолетнее растение 15—25 (35) см выс. Корневище тонкое, более или менее ветвистое. Стебель одиночный (или стебли немногочисленные, до 4—5), при основании снабженный пучками отмерших листьев, тонкий (у основания 1.0—1.5 мм, редко до 2 мм в диам.), дуговидно изогнутый, более или менее густо опушенный прижатыми короткими шелковистыми и двураздельными сидячими (мальпигиевыми) волосками, серовато-красноватый, простой, реже в верхней части 3-, максимум 6-разветвленный. Листья опушенные, серовато-зеленые, без железок, редко с точечными железками, мелкие, дважды перисторассеченные; прикорневые и нижние стеблевые многочисленные, сближенные, с черешком короче пластинки или равным ей, пластинка в очертании округлая, 0.5—1.0 см дл., 0.5—1.0 см шир., конечные дольки линейные, на верхушке постепенно заостренные, 0.6—0.8 (редко до 1.0) мм шир.; стеблевые в числе 10—15 (17), вверх по стеблю постепенно уменьшающиеся, верхние сидячие, простоперистые, 0.4—0.5 см. дл.; все более или менее прижатые к стеблю. Корзинки одиночные, реже в количестве 2—4 (6); цветоножки густовойлочные; обвертка 0.8—1.0 см в диам., ее листочки снаружи более или менее войлочно опушенные, по краю широкопленчатые, светло окрашенные, на верхушке буроватые. Язычковые цветки белые или с розоватым оттенком, отгиб 8—12 мм дл., около 2 (3) мм шир., с выделительными железками. Трубчатые цветки 2—2.5 мм дл., с выделительными железками и редкими шелковистыми волосками у основания. Незрелые семянки около 1.5 мм дл., со слабо выдающимися ребрами. Цв. 2/2 VII—VIII.

Тип: Южная Якутия, среднее течение р. Или в 3 км ниже устья р. Куранах (бассейн рек Гыным, Учур), южный каменистый известняковый склон, 35—40°, 700—800 м над ур. м., дриадово-осоковая петрофитная тундростепь (*Dryas viscosa, Carex rupestris, C. trautvetteriana*), sol., 19 VII 1991, цв., К. А. Волотовский (LE; изотипы в г. Якутске).

Паратипы (paratypi): Южная Якутия, восточная часть Алданского нагорья. Правобережье среднего течения р. Учур, хр. Кет-Кап, карбонатный пенеплен в долине р. Правый Бердякит, каменистый западный склон, уклон 30 °, около 1000 м над ур. м., близ верхней границы леса, группировки *Dryas* aff. *sumneviczii* Juz., sol., 19 VII 1989, начало цв., К. А. Волотовский (дублет в ЦСБС, NS); там же, на известняковой щебенке и среди камней на бровках террас пенеплена выше границы леса, около 1200 м над ур. м., единично, 20 VII 1989, начало цв., он же; левый берег р. Гыным у устья р. Ылалбын, крутой каменистый известняковый южный склон, 350 м над ур. м., разнотравно-пырейная (*Elytrigia strigosa* subsp. *jacutorum*) петрофитная степь, sol.-sp., 23 VII 1991, начало цв., он же. Материал хранится в Якутском институте биологии.

Родство. От сходных с ним видов *Dendranthema mongolicum* (Ling.) Tzvel. и *D. maximowiczii* (Kom.) Tzvel. отличается вдвое более тонкими (в средней

части стебля 1.0—1.5 мм, а не около 3 мм толщ.), дуговидно изогнутыми (а не прямыми, лишь в основании иногда приподнимающимися) стеблями, более густым опушением всех частей, мелкими листьями на коротких черешках (прикорневые и нижние стеблевые 1—2 см, а не (2) 4—6.5 (9) см дл.), прижатыми к стеблю (а не распростертыми или отстоящими от него под острым углом), со сближенными (а не раздвинутыми), узкими (до 1 мм, а не 1.0—1.5 мм у *D. maximowiczii*, (1.0) 1.5—2 (4) мм шир. у *D. mongolicum*) дольками, мелкими обертками (0.8—1.0 см, а не 1.0—1.8 см в диам.), со светлой (а не черно-бурой) перепончатой каймой листочков, более мелкими отгибами язычковых цветков (8—12 мм, а не 12—25 мм дл., 1.8—2 (3) мм, а не 3—5 мм шир.).

Обитает в восточной части Алданского нагорья: бассейн р. Гыным и хр. Кет-Кап, на известняковых породах. Эндемичный вид, распространенный здесь повсеместно, но не обильно.

Каждый из отличительных от *D. mongolicum* и *D. maximowiczii* признаков нашего вида, взятый в отдельности, носит преимущественно количественный характер. Но весь комплекс морфологических признаков *D. calciphilum*, изученный на 32 гербарных образцах и в природной обстановке, вполне устойчив и позволяет безошибочно отличать его от родственных видов с первого взгляда. Разумеется, в зависимости от конкретных условий местообитания наблюдается закономерная незначительная вариабельность признаков. Так, в верхней части таежного пояса и в высокогорьях растения обычно более низкие, с очень тонким, почти всегда неразветвленным стеблем, мелкими, тончайше рассеченными на сближенные дольки, прижатыми к стеблю листьями. Напротив, на наиболее низких гипсометрических уровнях и более теплообеспеченных участках растения имеют максимальные размеры, приведенные в диагнозе (высокие, с более толстым, часто разветвленным стеблем и крупными листьями; корзинки, однако, остаются мелкими), но и тогда они хорошо отличаются от *D. mongolicum*, с которым почти всегда произрастают совместно без образования промежуточных форм. Последний вид широко распространен по всей Алданской флористической провинции — от минимальных гипсометрических уровней до нижней части гольцового пояса (1700 м над ур. м. на хр. Токинский Становик); он осваивает более широкий спектр экотопов по сравнению с *D. calciphilum*. *D. mongolicum* индифферентен к составу горных пород и помимо экотопов, характерных и для *D. calciphilum*, обычен на песчано-галечниковых приrусловых отмелях горных рек, в трещинах и на уступах скал; в сухих типах лиственничных и сосновых лесов, встречается также на наиболее сухих каменистых участках субальпийских лугов.

Как и большинство эндемиков и субэндемиков Алданской флористической провинции, *D. calciphilum* является облигатным кальцефилом, известным пока только из районов широкого распространения протерозойских известняков и доломитов в бассейне р. Учур, не подвергавшихся плейстоценовым оледенениям. В бассейне р. Маи (Харкевич и др., 1983) и в западной части Алданского нагорья не обнаружен. Растет в таежном поясе и в высокогорьях (350—1280 м над ур. м.) на открытых участках сухих каменистых склонов световых экспозиций в составе петрофитно-степных и тундрово-степных слабо сомкнутых сообществ и группировок обычно совместно с другими эндемиками, такими как *Campanula aldanensis* Fed. et Karav., *Dryas viscosa* Juz., *Anemonastrum calvum* (Juz.) Holub, *Saussurea hypargyrea* Lipsch. et Vved., *S. pseudoangustifolia* Lipsch.

Описанный вид был мною ранее определен как *D. xeromorphum* Khokhr. (Волотовский, 1991). Однако при просмотре типового материала по *D. xeromorphum* в Гербарии БИН (LE) выяснилось, что южноякутские растения хорошо и устойчиво отличаются от него. На мой взгляд, растения, описанные А. П. Хохряковым как *D. xeromorphum*, вполне укладываются в спектр

экотипической изменчивости *D. mongolicum*. Признаки *D. xeromorphum*, указывавшиеся в диагнозе и определительном ключе как отличительные от признаков *D. mongolicum* (белый, более короткий отгиб язычковых цветков, многолетний «каудекс») (Хохряков, 1977, 1985), обычны у последнего вида, вообще проявляющего довольно широкую изменчивость на протяжении своего ареала (Цвелев, 1961). Низкорослость и повышенная ксероморфность типовых образцов вполне объяснимы: они произрастают в высокогорье на сухом каменистом карбонатном субстрате.

D. calciphilum как эндемичный вид должен быть занесен в «Красную книгу Республики Саха» (Якутии), категория IIIa, целесообразно интродуцировать его в Якутском ботаническом саду.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волотовский К. А. Новые и редкие виды для флоры Алданского нагорья и Станового хребта // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 466—472.

Харкевич С. С., Буч Т. Г., Якубов В. В. и др. Материалы к изучению флоры Аяно-Майского района Хабаровского края // Нов. сист. высш. раст. 1983. Т. 20. С. 203—224.

Хохряков А. П. Два новых вида — *Saxifraga pseudoajanica* Khokhr. сем. *Saxifragaceae* и *Dendranthema xeromorphum* Khokhr. сем. *Compositae* — с хребта Черского (Якутская АССР и Магаданская область) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1446—1447.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 397 с.

Цвелев Н. Н. Дендрантема — *Dendranthema* (DC.) Des Moul., emend. Tzvel. // Флора СССР. М., 1961. Т. 26. С. 364—388.

Якутский институт биологии

Получено 7 IV 1994

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 58 (47 + 57)

СУДЬБА ИДЕЙ МИХАИЛА ГРИГОРЬЕВИЧА ПОПОВА [1]

R. V. KAMELIN. THE DESTINY OF MIKHAIL GRIGORIEVICH POPOV'S IDEAS



4 апреля 1893 г. в центре России, на берегах Волги, в уездном городе Вольске родился один из выдающихся российских ботаников — Михаил Григорьевич Попов. Если воспользоваться сравнением с музыкой, как объективно наиболее независимой частью культуры, в жизни этого человека русская ботаника обрела бетховенский, титанический в свершениях и трагизме сюжет. Жизнь М. Г. Попова сложилась так, что творил он, меняя отнюдь не по своей воле места проживания и временных покровителей. По-видимому, поводом к тому был честный ответ на вопрос о партийной принадлежности в какой-то анкете 20-х годов, где М. Г. Попов написал: «Сочувствовал кадетам». И почему бы, скажем мы, не сочувствовать, если его профессора по Санкт-Петербургскому университету, начиная с В. И. Вернадского, почти поголовно были кадетами. Но этой, ничего не значащей его фразой мелкие и в науке, и в быту люди пользовались почти всю его жизнь. Трудно образнее сказать о ней, чем сказал С. Ю. Липшиц в проникновенном эссе на смерть М. Г. Попова: «Жизненный путь его был устлан терниями». Не каждый человек смог бы столь плодотворно прожить подобную жизнь. Но было что-то кочевое и в натуре М. Г., недаром он в юности сменил Саратовский университет на Казанский (не без совета А. Я. Гордягина), а последний — на Петербургский, соединив в себе две наши флористико-геоботанические школы (Петербургскую — «Бекетовскую» и Казанскую — Крылова, Коржинского, Гордягина). Не каждый смог бы столь полно использовать для своего развития и самое необходимость смен местожительства, а М. Г. Попов стал к концу жизни одним из лучших знатоков растительного мира Евразии, наблюдавших его во всем разнообразии в природе.

[1] Изложение доклада, прочитанного 20 апреля 1993 г. на заседании секции флоры и растительности Российского ботанического общества, посвященном 100-летию со дня рождения М. Г. Попова.

Мне кажется, что М. Г. прожил не одну единственную жизнь. Во всяком случае внешняя и внутренняя жизни в трудах его различимы. Внешне было так, что после совместной работы с И. И. Спрыгиным в Пензе практически на любом новом месте М. Г. начинал заново почти все — полевые работы, подбор сотрудников и профессорскую деятельность, без которой он существовать не мог, а то и строительство нового дома. Внутренней его жизнью была постоянная высокая работа мысли над рядом излюбленных идей, почти всегда — одинаковая работа мысли без того удовлетворения, что тебя понимают, да, видимо, и без особых надежд на полное понимание. Не было этого понимания ни в Ташкенте при всем блеске местного научного общества 20-х годов и в кругу надежных друзей, ни в Алма-Ате или Львове, не говоря уже о Самарканде, Батуми, Киеве, Сахалине или Иркутске. Лишь Ленинград и Москва, запретные, но иногда, к счастью, становившиеся доступными, предоставляли М. Г. возможность обратиться вполне и к научной работе, и к коллегам — в докладах, в беседах, в общении. Для ботаника-теоретика, работающего в нашей науке, не строгой в доказательствах, подобное неполное понимание — вообще-то скорее правило. Но замечательно то, что большинство современников, вспоминавших М. Г. Попова, легко находили определения и эпитеты для общей оценки его работ, для блестящего их стиля и строя, но не для характеристики его идей. Почти зримое ощущение гениальности этого ботаника звучит в их прижизненных оценках и в воспоминаниях наряду с невозможностью принять (или понять) многие идеи Попова. Речь не идет, разумеется, о сугубо систематических или флористических работах М. Г., хотя и в них всегда отражалась душа Попова-ученого — его идеи.

Огромное благо для российской ботаники, что М. Г. за недолгую по нынешним меркам жизнь (он прожил 62 года) сумел опубликовать многое и о многом. Счастье, что были смелые люди, способствовавшие тому, — Н. И. Вавилов, С. Ю. Липшиц, Б. К. Шишкин. Разумеется, многое публиковалось с неполным цитированием источников. Конечно же, прибегали и к небольшим хитростям. Так, во французском резюме к «Монографии рода *Eremostachys*», изданной С. Ю. Липшицом в МОИП, был оставлен полный текст замечательной (в русском тексте усеченной) тирады М. Г., определявшей его наставников в потоке науки: «Имена и идеи трех великих ботаников руководили мной в моих исследованиях — Огюста Де-Кандолля, Эдмона Буассье и Адольфа Энглера, первый — величайший из ботаников-морфологов, второй — образец систематика, третий — проникновенный флорист-генетик. Рядом с ними, с чувством признательности, ставлю я имя Якоба Лотси, ибо идея моя о гибридном происхождении флоры Древнего Средиземья — из идей Лотси. Развитие идеи о роли гибридогенеза в эволюции организмов и флор мы находим и в замечательной мысли И. В. Мичурина, что основным орудием нового формообразования является скрещивание отдаленных систематических типов. Но над всеми этими именами высится имя Чарльза Дарвина, доказавшего эволюцию организмов и обосновавшего теорему естественного отбора, чудесного орудия природы, созидающего из хаоса формообразовательного процесса целесообразные, отчеканенные в отношении формы и наследственности совокупности особей — виды и роды систематиков». Как точно и как красиво это сказано!

Но правда и в том, что многие работы М. Г. не появились вовремя, при его жизни. Фантастическая судьба! Публикация их растянулась еще на 30 лет. По черновым машинописным копиям с невыправленными описками и ошибками, без заключительных глав — они и в этом виде, и в наше время становились откровением для тех, кто пожелал их прочесть. Я помню с молодых лет рассказ А. И. Введенского, что у М. Г. Попова была работа по теории систематики, эпиграфом к которой была Платоновская фраза «Идеи — реальность, факты („вещи“) — мираж». Работа теперь издана («Теория систе-

матических единиц», 1983 г.). И нельзя не вспомнить с благодарностью о разных (и в науке, и по человеческим качествам) людях, способствовавших посмертной публикации трудов М. Г. Попова — А. И. Толмачеве, Б. К. Шишкине, В. В. Никитине, В. Г. Хржановском, Ф. И. Русанове и, конечно, о Д. Н. Доброчаевой и К. М. Сытнике, собравших бóльшую часть неизданных его трудов.

Правда, и сейчас мне кажется, что время для подлинной научной биографии М. Г. Попова еще не пришло. Многое, видимо, сокрыто в архивах, и не всё мы способны понять. Но время для объективной оценки его важнейших идей наступает. И здесь мне представляется необходимым подчеркнуть, что М. Г. Попов не был ни гением-оригиналом, убежденным в правоте лишь своих идей, ни гениальным самоучкой. Он принадлежит к типу гениев-созидателей, перемалывающих и горы самостоятельно добытой руды фактов, и горы знания, добытого другими, и переплавляющих их в сверкающие кристаллически ясные формы нового знания. Последнее невозможно без принадлежности к определенной школе, без постоянной, всю жизнь продолжающейся учебы и глубочайшей эрудиции. М. Г. всегда отмечал своих учителей, к которым он пришел сам вполне сознательно еще в молодости. Он был, безусловно, редким эрудитом, прочитавшим на трех основных научных языках (немецком, английском, французском) все наиболее важное и в ботанике, и в общей биологии (нередко и в специальной зоологической литературе), правда, зачастую с опозданием. Что касается школы, мне думается, что более всего М. Г. ощущал свою принадлежность к школе А. Энглера, и, даже зная, что в этой школе вырос такой замечательный ботаник, как Л. Дильс, я не могу не сказать, что лучшего, чем М. Г. Попов, ученика у Энглера не было. Основной, генеральной, идеей М. Г. Попова как ученого стала идея, несомненно, выросшая из проработки трудов Энглера (но, разумеется, и Дарвина) и в какой-то мере в противовес бурно развивавшимся представлениям классической генетики об эволюции организмов. Это идея о «реальной эволюции» живых организмов, совершающейся в природе в определенных условиях экологически и географически ограниченных ресурсов среды во взаимодействии с другими живыми организмами, как родственными, так и далеко не родственными. Эту реальную эволюцию М. Г. противопоставлял как «обыкновенной», «плоской» эволюции (представлениям некоторых систематиков-монографов, не понимающих среды эволюции в пространстве и во времени), так и «эволюции в пробирках», или «на письменном столе», в полной мере отвергающей и реальную природу, а нередко и живой объект эволюции. Разумеется, что это в сущности «идея-метод», совокупность мыслей о процессе эволюции. На этих представлениях вырос флорогенетический метод М. Г. Попова и была создана флорогенетика как наука. Конечно, создателем метода был еще А. Энглер, но собственно мысль о том, что исследования истории флор — есть метод познания реальной эволюции растений, инструмент познания эволюции, принадлежит М. Г. Попову. Идея эта, правда, как и во времена М. Г. Попова, крайне трудно пробивает себе дорогу. Многие современные сводки по эволюции напрочь лишены разделов по истории флор (а обычно и фаун, даже после блестящих увлекательных работ Д. Симпсона). Связано это с объективными трудностями работы со столь обширными и пестрыми массивами информации, которые вовлекаются во флорогенетическое исследование: монографо-систематические обработки, эколого-географический анализ флор, представления о путях филоценогенеза, палеоботанические, палеозоологические и палеогеографические построения — все это должно быть обобщено флорогенетиком, причем по возможности объективно, без одностороннего увлечения теми или иными сторонами этих сложных процессов (как это можно видеть в работах палеобиологов, ныне почти монополизировавших в России эволюционную проблематику). Важно, скажем, в разных случаях уметь правильно оценить преобладающие

в то или иное время и на тех или иных территориях процессы изоляции (и, следовательно, автохтонного развития биот) или «миграции» (и, значит, аллохтонно-автохтонного их преобразования), понять, что работают обычно и те, и другие. Вопрос в том, как, в каком соотношении, при каких изменениях среды, в какое время?

М. Г. Попов дал замечательные примеры разработки флорогенетических построений по истории флор Древнего Средиземья (в первую очередь Средней Азии), Восточной Европы, Дальнего Востока, Южной Сибири. Их по большей части легко воспринимали, сейчас же находились и последователи, и эпигоны, а также и далеко не всегда объективные критики. Но совокупность фактов, которыми оперировал М. Г. Попов или которые вовлекались в обсуждение в дальнейшем, нередко была такова, что однозначного решения вопроса о генезисе тех или иных флор мы не имеем до сих пор. Более того, М. Г. (равно как и все его последователи) обычно не разделял в сложной истории флор какие-либо абсолютно доказанные этапы генезиса и процессы от этапов, доказанных недостаточно. Надо сказать, что взгляды М. Г. никогда не оставались неизменными, они изменялись по мере того, как он перерабатывал все новую и новую информацию. Это, правда, не всегда понимали ни критики, ни последователи. Так, к концу 30-х годов М. Г. Попов сам считал одним из важнейших своих достижений разработку теории происхождения флоры Древнего Средиземья в результате контакта на освобожденных из-под великого Тетиса территориях двух принципиально различных флор — южноматериковой ксерофильной флоры Вельвичии и североматериковой флоры Гинкго, мезофильной и, может быть, более умеренно субтропической по природе, — контакта, по М. Г. Попову, приведшего к многочисленным гибридизациям, обеспечившим оригинальность этой флоры. Блестящая эта теория и была принята сочувственно или безоговорочно, но преимущественно в простоте своей. Между тем во время своего появления в 20-х годах и уже, скажем, в 30-х теория эта относилась к флорам весьма различного содержания (вначале к флоре великого средиземноморского разлома в обоих полушариях, а затем только к Древнему Средиземью Старого Света). Более того, к 40—50-м годам М. Г. Попов еще раз изменил ее содержание, чего по большей части не заметили ни сторонники ее, ни критики. Во-первых, он впоследствии не раз отмечал, что не рассматривает в ней тропическую флору, которая, разумеется, была исходной для той и другой названных им флор. Во-вторых, уже к моменту написания «Основ флорогенетики» (т. е. к началу 50-х годов) М. Г. отчетливо представлял, что собственно древнесредиземноморские элементы представлены не только во флорах, распространяющихся на восток до Монголии (Центральной Азии), но и во флорах Дауро-Маньчжурии и даже Японии. Это побудило его сильно изменить представление о бывших границах Древнего Средиземья и о временных параметрах его существования. После работ в Южной Сибири М. Г. смог переработать в духе своей гипотезы работы И. М. Крашенинникова по Ангаридскому центру становления флоры Северной Евразии и предположить, что и в Сибири были условия для образования древнесредиземноморских комплексов флоры (но там, разумеется, Тетиса не было). Эпигон и Попова, и Крашенинникова Е. Г. Бобров утрированно развил именно эту сторону работ Попова. Но ведь это означало также, что столь резкого экологического контраста между флорами Вельвичии и Гинкго не было (равно как и географической определенности) и что по крайней мере флора Гинкго была экологически неоднородной (а с конца 40-х годов М. Г. считал уже, что к этой субтропической флоре относились и предковые бореальные типы). Да и поиск вельвичиевого предкового типа в обосновании столь же гениально простой гипотезы об эволюции ламиоидного филума губоцветных (и рода *Eremostachys*) М. Г. Попов вел весьма неуверенно. К сожалению, понимания развития этой мысли М. Г. я не вижу и у его последователей. А между тем я вправе предположить, что

образование богатейшей флоры Древнего Средиземья было многоэтапным (и различным в разных секторах) процессом контакта ксерофильных и мезофильных филумов покрытосеменных и, главное, что самым ранним этапом был этап, совпадающий со временем дифференциации *Ephedra, Pistacia, Haplophyllum-Thamnosma,* т. е. этап единой флоры Средиземья обоих континентов. Типичное развитие мысли (идеи) по спирали.

Я считаю также, что ботаниками ни европейской, ни сибирской выучки совершенно не освоены представления М. Г. об эволюции растительного мира таежной и степной Евразии и тех переходных к Восточной Азии территорий Дальнего Востока, где развита уже флора Гинкго в первоначальном понимании М. Г. Попова, следовавшего и здесь за Энглером (и особенно Дильсом). Представления об этой флоре не оставались неизменными, и многие идеи по этому поводу были впервые высказаны в тяньшанском цикле работ и в замечательном «Очерке растительности и флоры Карпат» (1949). Последний содержал и исключительно интересную и важную критику малоизвестных работ по происхождению бореальной флоры С. Кульчинского, Э. Хультена, в меньшей мере — Ю. Д. Клеопова, но также и совершенно оригинальные построения. Еще во время работы в Тянь-Шане М. Г. Попов увлекся гениально простой идеей Эса Грея, воскрешенной в начале 20-х годов зоологом Ф. Далем, о приполярном происхождении умеренных флор Голарктики. Необходимо было объяснить явную разновозрастность наслоений бореальных элементов в Тянь-Шане. Появилась гипотеза М. Г. о двуэтапном отступлении к югу с плиоцена прабореальных и бореальных элементов, которую многие приняли. Но мало кто при этом озадачился пониманием того, из чего собственно возникли на севере Голарктики сначала прабореальные, а затем бореальные типы. Неужели все из той же «Тургайской флоры» А. Н. Криштофовича, с которой постоянно путали флору Гинкго Попова? Разумеется, нет! И не из богатой флоры Гинкго, которая и сама, по Попову, отступала к югу в авангарде этого «антиспрэдингового построения» (как мы можем сказать, используя образное выражение С. В. Мейена). Нет, по представлениям М. Г. Попова, эти типы возникли из богатейшей и более ранней аркто-третичной субтропической флоры, которая в свою очередь складывалась при отборе все более умеренных элементов исходных тропических флор по направлению к северу (в течение, разумеется, длительного времени). Но тогда, казалось бы, следовало, используя и факты М. Г., и лучше нам известные палеоботанические данные, синтезировать и описать эти процессы ранней селекции аркто-третичной флоры далеко не на равнинных и не одинаковых по среде огромных территориях, а затем и процесс отступления флор Гинкго и прабореальной. Ведь лишь для последней М. Г. Попов в притихоокеанском секторе попытался дать картину этого отступления (весьма и весьма осложненную на островных дугах севера Пацифики). При этом окажется, что представления М. Г. Попова и А. И. Толмачева о происхождении тайги в значительной мере сольются, но, может быть, в равной мере окажутся несостоятельными в деталях, ибо в разных секторах Евразии оно было, несомненно, разным. Отмечу, что представления М. Г. Попова о преимущественном значении долготных (а не широтных) сдвигов (миграций) флор весьма противоречивы. Они противоречат и его же теории солярных зон (с их резкими границами в растительном покрове), не объяснены палеогеографически. Особенно же они противоречивы в отношении Европейского (Приальпийского) сектора Евразии. Кроме того, я постоянно ощущаю, что М. Г. весьма упрощенно представлял флору Гималаев (принимая объяснение Дильса о дериватном ее характере по отношению к флорам Сычуани и Юннани).

В богатейшем наследии М. Г. Попова нет числа подобным идеям, которые, казалось бы, должны были войти в круг постоянно обсуждаемых в региональных школах идей, но не были восприняты и практически не обсуждались (а

значительно более бедные по содержанию проблемы обнаружения и объяснения гляциальных реликтов во флоре Сибири регулярно возникают в печати уже более полувека).

Второй кардинальной идеей творчества М. Г. Попова была идея о гибридизации как движущей силе эволюции, как основной причине изменчивости организмов в процессе эволюции. Идея эта не была только следствием увлечения трудами Я. Лотси (чистым «лотсианством» или «фашизмом», как определяла это ретивая молодежь 30-х годов). Это был итог проработки всей генетической литературы того времени, не дававшей полевому исследователю-ботанику достаточных оснований для объяснения изменчивости, в процессе реальной эволюции явно превышающей нормы любой изменчивости особей одного вида на самых обширных ареалах. Наблюдения таких чудесных образований природы, как *Astragalus thlaspi*, необъяснимых отбором по размаху мутации, а также наблюдения проблематических гибридов в природе Средней Азии побуждали М. Г. к признанию подобной роли гибридизации, и идеи Лотси лишь высветили этот путь. Укрепили убеждение М. Г. в этом и опыты по гибридизации *Papaver* и *Roemeria* в Ташкенте, а также уже известные ему опыты по гибридизации видов *Aegilops* друг с другом и с *Triticum*, чтение литературы по селекции, которую использовал еще Ч. Дарвин (Нодэн, Жакэн, Планшон и др.), а в дальнейшем — и общение со многими «вавиловцами», равно как и с самим Н. И. Вавиловым, знакомство с работами И. В. Мичурина и А. Бёрбанка, как бы задавшимися целью ускоренно повторить многовековой опыт мировой селекции растений. М. Г. Попов сам четко сформулировал в одной из работ преимущество гибридизационной теории перед «дарвинско-мутационной»: 1) в ней есть экспериментально установленные правила: расщепление потомства, гетерозис, back-cross'ы, образование веера промежуточных форм, «нодэновских типов», специфика наследования в чистых линиях (у жорданонов) и т. д.; 2) в ней объясняются прогрессивный характер эволюции (гетерозис), возникновение и роль полового процесса, но также и роль горных стран в видообразовании, роль контактных зон между флорами (и фаунами) для истории органической жизни. И только гибридизация подводит прочный фундамент под дарвиновскую теорию отбора (возникшую, заметим, на базе изучения результатов искусственного отбора!). Я должен сказать, что М. Г. Попов отнюдь не был единственным апологетом гибридизационных идей в эволюции. Он ссылался и на работы А. Кернера, И. Ф. Шмальгаузена, не говоря уже о Линнее или Кельрейтере. Более того, в то же время один из менее известных, но хороших флористов Н. А. Троцкий столь же настойчиво изучал гибридизацию в природе и подчеркивал ее роль в эволюции.

В наше время, когда биохимически и генетически доказано гибридное происхождение не менее чем трети родов злаков, когда подробно изучены природные межродовые гибриды у орхидных, розоцветных, мальвовых, вересковых, тыквенных, кактусовых, а также у папоротников, а проблематичные «родовые» гибридогенные образования явно намечаются также у зонтичных, горечавковых, мареновых, губоцветных, колокольчиковых и сложноцветных, не говоря уже о ряде тропических семейств, многое свидетельствует хотя бы о частичной правоте позиции М. Г. Попова (но, разумеется, также и Э. Андерсона, Дж. Л. Стеббинса и ряда других сторонников признания выдающейся роли гибридизации у растений). Крупный агростолог Н. Н. Цвелев (личное сообщение) вполне убежден в том же. Но мы знаем также, что во многих группах растений гибридизация пока строго не доказана и, видимо, в современный период не играет особой роли. Я подчеркнул бы при этом, что ни М. Г. Попов, ни другие сторонники широкой гибридизации не ставили и не решали пока проблемы гибели гибридов в сформировавшихся ценозах, их элиминации или возвратных скрещиваний, приводящих в лучшем случае к интрогрессии, образованию сингамеонов или к тем явлениям, которые М. Г.

неверно отождествлял с явлением мерогонии или с влиянием чужеродной пыльцы. Кроме того, ни он, ни современные эволюционисты не ответили на очень важный вопрос, почему во многих группах близкородственные виды, биохимически и генетически особенно близкие друг к другу, строго изолированы и обычно не гибридизируют, а отдаленные, из разных циклов или секций виды гибридизируют (хотя и не всегда плодотворно, т. е. с образованием новых рас, способных к дальнейшей эволюции).

Безусловно, теперь мы значительно полнее представляем разнообразие растений по специфике форм их полового и бесполового размножения и по последствиям гибридизационных процессов между видами, в разной степени удаленными друг от друга (М. Г. Попов не знал, разумеется, о ретикулярном характере эволюции в полиплоидных комплексах *Clarkia*, сингамеонах типа *Quercus alba*, облигатной нечетной полиплоидии в *Rosa* sect. *Caninae*, о «компилоспециес» у злаков). Яснее мы представляем и различия в этом отношении между растениями и животными; эти различия еще предстоит строго научно объяснить, хотя ясно, что для высших растений и животных они связаны с развитием у последних нервной системы и комплекса этологических барьеров.

Роль гибридизационных явлений в объяснении эволюционного процесса в работах М. Г. Попова видна не только в его флорогенетических разработках, но и в созданной им системе цветковых растений. При жизни Попова эта система стала известна из статьи, опубликованной в «Ботаническом журнале» и посвященной принципам системы, а также из комментариев к семействам в списке растений Закарпатья. Сразу после смерти М. Г. была напечатана еще одна его неоконченная статья, и лишь в 1983 г. увидели свет две крупные рукописи, свидетельствующие о том, что разработка системы была начата им еще в 30-е годы, и о том, что основа системы была им глубоко продумана. Из этих работ видно, что М. Г. использовал всю имевшуюся в то время литературу вплоть до работ Х. Лама и глубоко обдумал важнейшие положения и недостатки систем его современников и предшественников. Как и В. Л. Комаров, М. Г. Попов считал принципиально правильным построение системы не сверху вниз, а снизу — от рядов родственных видов, от родственных филумов современных родов, секущих поперек «естественные семейства» ранних авторов.

Системы середины прошлого века, по Попову, не имели экологической и географической основы, не были датированы по основным этапам во времени (так же считал и Лам), в них отсутствовало объяснение «механизмов изменчивости» в филумах, они страдали «гипнозом цветка» и пренебрежением к признакам сомы. Недостатки эти не преодолены и в новейших системах, даже в самых лучших, детально разработанных. Естественно, что причиной макроэволюционной изменчивости Попов считал гибридизацию, основным направлением экологической перестройки в филумах — криофилизацию (при движении от тропиков к полюсам и в горы), временем возникновения тропических покрытосеменных флор — мел, а основным направлением эволюционной перестройки сомы — редукционный ряд жизненных форм дерево—лиана (кустарник)—многолетник—однолетник (с гибридизационным же механизмом образования нисходящих форм). Проследив за большим числом редукционных филумов в родственных группах систем Де Кандолля (и более поздних авторов), М. Г. сделал вывод, что при первичной гибридизации предковых типов возникло сразу большое количество филумов, давших бóльшую часть современных семейств (первичных, по Попову), а число вторичных семейств, возникших на более поздних этапах, он ограничил не более чем 50 (из примерно 350). М. Г. полагал, что гибридизация предковых типов шла в два этапа (первый — гибридизация гнетовых (вторично-артрофитный тип) и цикадовых, включая беннетитовые (вторично-филлофитный тип), а второй — гибридизация магнолиевых и им подобных с голосеменными, давшая веер

сережкоцветных). Происхождение голосеменных он решил в духе построений Лама. Поэтому часть филумов системы, включающая в себя вторичные типы, строилась им в духе «сетки» Б. Хайаты, а все первичные типы выстраивались так же, как в системе Энглера. Неверная тенденция сближать системы А. Энглера и Р. Веттштейна широко бытует в учебной литературе, но графически они резко различны. В поздних вариантах своей системы Энглер, исходя из представлений, близких представлениям Веттштейна о первичном типе цветка, в отличие от него считал принципиально неверным выведение современных семейств из современных же и выводил большинство их из «*Protoangiospermae*» (группы неясных положения и облика). Только первичных филумов от *Protoangiospermae* у Энглера было 24, почти сразу они были дифференцированы до современных семейств. Подобное построение предлагает сейчас, используя и аргументы Попова, В. Н. Тихомиров.

Как и во всех иных случаях, основные идеи системы обогащены и множеством более частных идей, связанных с разработкой теории морфологической эволюции (редукционистской) и теорией флорогенезиса. Эволюционный ряд жизненных форм М. Г. Попова широко обсуждался в нашей литературе, важные комментарии и дополнения к этому ряду дал Я. И. Проханов, а теорию редукционного преобразования цветка в связи с редукцией сомы в духе М. Г. Попова давно разрабатывает А. П. Хохряков. Противоположных позиций придерживаются многие ученые (у нас — Н. Н. Цвелев), но серьезной критики построений Попова в общем-то не было. К сожалению, при этом мало учитывается (а М. Г. Попов его просто игнорировал) разнообразие жизненных форм деревьев и других древесных форм, по-видимому, более дифференцированное, чем у многолетних трав, но еще далеко недостаточно изученное.

Более полное изложение оснований системы цветковых как раз и было предпринято М. Г. в уже упоминавшейся работе «Теория систематических единиц», законченной в начале 50-х годов (писать ее он начал, видимо, в 40-е годы). Работа эта весьма гетерогенна. В ней рассматриваются и понятие о виде, и вопросы теории видообразования, и эволюция покрытосеменных, и их система, после чего излагается теория высших категорий систематики. Кардинальными положениями теории видообразования признаны в ней реальность вида как биологического объекта (наряду с абстрактной сущностью понятия вида как логической категории классификации), гибридизация как основной механизм видообразования, изоляция как механизм обособления гибридных типов, а также стадии развития видов (от юности до старости) и очень бегло охарактеризованная неравнозначность эволюционирующих единиц, наблюдаемых нами в природе. Наиболее оригинально здесь изложение теории высших категорий классификации, блестяще демонстрирующее их условность и возможность весьма различной классификации подобных объектов (вплоть до «филогенетической»). Одновременно в 1983 г. опубликованная замечательная работа «Опыт воссоздания филогенетической истории семейства бурачниковых на основе теоретических построений» как бы иллюстрирует положения теории систематических единиц Попова (ранее она была опубликована в краткой форме). К сожалению, она не была вычитана перед публикацией и изобилует ошибками. Вместе эти работы явно составляют две части единого теоретико-систематического труда Попова. Третья часть этого труда — «О применении ботанико-географического метода в систематике растений на примере рода *Onosma*» — была опубликована при жизни М. Г. Попова. В этой части дана самая последняя схема природного районирования Древнего Средиземья, опубликованная М. Г. Поповым, и впервые сформулировано положение о растровом (масштабном) применении схем ботанико-географического районирования для оценки эволюционных явлений. Я пока не могу объяснить тот факт, что 7 лет спустя это положение почти дословно повторил в своей знаменитой «Зоогеографии» Ф. Дарлингтон (это сочинение есть в русском переводе).

Мне думается, что в целом три названные части представляют собой самый оригинальный учебник по теории систематики, написанный монографом-систематиком на примере группы, в совершенстве им изученной и понятой.

Следует также сказать о том, что М. Г. был еще и выдающимся геоботаником. Он, по-видимому, был первым, кто в пору высшего подъема идей фитоценологии указал на существование в растительном покрове Земли асоциальных явлений, описывая впервые замечательный тип «растительности пестроцветных толщ». Эти описания Попова, дополненные собственными наблюдениями, легли и в основу представлений А. А. Гроссгейма об «аггрегациях». Попов дал замечательные описания растительного покрова Казахстана, Самаркандской обл., Карпат и Сахалина. Наибольший же идейный вклад внес он, несомненно, в теорию зональности и вертикальной поясности. Именно его идеи о солярных зонах, включающих в себя разнообразные почвенно-растительные зоны и подзоны (конец 30—начало 40-х годов), легли в основу теории зонального и подзонального расчленения растительного покрова Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы, воплощенной в столь многих современных картах. Но идеи секторального разделения у М. Г. Попова не просматриваются. Он совершенно оригинально трактовал поясность в аридных горных странах, считая разнообразные лесные и редколесные образования в них явлением внепоясным (эти представления развил в дальнейшем О. Е. Агаханянц). В качестве исходного ориентира для построения поясных рядов в Средней Азии М. Г. предлагал установить положение пояса степей. Я много думал над тем, почему же именно положение степей, и пришел к выводу, что М. Г. отталкивался от несомненного факта, имеющего место на северных рубежах Средней Азии, когда зональная и высотно-поясная степи сливаются (отсюда и принятый М. Г. термин для оригинального горного среднеазиатско-иранского типа растительности, ныне называемого полусаванной, — «полустепь»). Но мне кажется, что следующий за степями зональный выдел М. Г. трактовал неверно, отождествляя его с пустынями.

Не буду далее останавливаться на более частных идейных разработках М. Г. Попова. Скажу лишь о том, что он проявил себя и как выдающийся ресурсовед, а в статье «Происхождение таджикского плодоводства» вплотную подошел к вопросу о связи происхождения культурных растений и становления геноцентров культурных растений Н. И. Вавилова со становлением культурно-этнических типов человечества.

Хочу пожелать читателям внимательно и непредвзято изучить работы М. Г. Попова, и я уверен, что, несмотря на бурное развитие биологии в последние 40 лет, многие найдут в них мысли, которые послужат источником для новых теоретических построений.

М. Г. всю жизнь учился сам и учил ботанике других, причем не только в студенческой аудитории. На становление многих хороших ботаников повлияло просто общение либо с ним, либо с его трудами. Из тех, кто знал М. Г. Попова при жизни и работал с ним, кто следовал его идеям в отраслях знания, которые он развивал, остались, увы, немногие (И. А. Линчевский, Г. А. Пешкова, Д. Н. Доброчаева и др.). Больше тех, кто узнал его по работам и рассказам современников (и я из их числа).

Мне кажется, что в жизни М. Г. Попова и в научной судьбе его идей есть хороший урок для будущих поколений. Она исключительно поучительна и как феномен истории науки. Все мы, работающие в русской ботанике сейчас, как бы молод ни был кто-то из нас, старше ушедших поколений ботаников. И если мы — ученые, то должны идти дальше. Разумеется, нас подстерегают в пути многие опасности и соблазны, порой от нас не зависящие, порой нами же самими создаваемые. Но, пожалуй, есть одна опасность в развитии ученого, зависящая только от него, — опасность быть чьим-то эпигоном и остаться таковым, создавать (даже по крупицам) не первичное знание, а «вторичную

науку». Целые поколения умнейших людей разменяли себя в эпигонстве (Энглера как систематика, Комарова, Вавилова или Толмачева). Но быть эпигоном М. Г. Попова (и немногих, подобных ему, таких как Л. Круаз) невозможно. Его идеи вызывают радостное ощущение простоты объяснения, равное чувству прекрасного, но одновременно и противостояние, стремление к новой работе. Они бывают и противоречивы, ибо всегда находятся в развитии. Сочинения подобных ученых следует читать и перечитывать.

Потому-то я верю, что судьба идей М. Г. светла, и даже если нынешнее молодое поколение пренебрежет ими, то в следующем найдутся люди, которые возобновят их движение в нашей науке.

Р. В. Камелин

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 V 1994

УДК 92 : 58(47+57)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 8

ВИТАЛИЙ ПЕТРОВИЧ ГОЛОСКОКОВ

(к 80-летию со дня рождения)

S. A. ARYSTANGALIEV, I. I. ROLDUGIN, S. A. ABDULINA. VITALIY PETROVICH GOLOSKOKOV (TO THE 80-TH ANNIVERSARY FROM HIS BIRTH)



Крупному флористу и систематику сосудистых растений Казахстана Виталию Петровичу Голоскокову, ветерану труда и Великой Отечественной войны исполнилось 80 лет со дня рождения и 50 лет научной деятельности.

В. П. Голоскоков родился 30 марта 1913 г. в Ташкенте в семье служащих. В 1921 г. семья переехала в Алма-Ату, где в дальнейшем проходили его учеба и трудовая деятельность.

В 1939 г. после окончания Казахского государственного университета им. С. М. Кирова В. П. был направлен в Ботанический сектор Казахского филиала АН СССР, где и началась его активная научная работа.

Виталий Петрович Голоскоков — прекрасный знаток растительности гор, степей и пус-

тынь обширной территории Казахстана, один из лучших специалистов по флоре Тянь-Шаня, особенно Заилийского и Джунгарского Алатау.

Свою первую научную статью, посвященную флоре Тянь-Шаня, он опубликовал сравнительно поздно — в 31 год (1944 г.), помешала война. На становление В. П. как крупного флориста и систематика большое влияние оказали постоянное внимание и помощь его учителя, выдающегося исследователя флор Евразии, замечательного систематика, ботанико-географа и флорогенетика Михаила Григорьевича Попова (1893—1955).

Высоко ценя продолжателя своего дела, М. Г. Попов в апреле 1944 г. писал В. П. из Самарканда: «Дорогой Виталий Петрович, очень рад был получить известие от Вас. Не знаю, известно ли Вам (теперь Вам, как уже большому ботанику и герою Отечественной войны, можно это сказать), что везде и всегда я говорил при случае, что в Алма-Ате у меня был ученик и сотрудник В. П. Голоскоков, единственный в своем роде по удивительной „систематической способности“ различать и запоминать растительные формы с первого уже взгляда во всех деталях. Другого такого ботаника я не знал». И далее: «Ваша работа по высокогорной флоре Заилийского Алатау крайне интересна. Желаю Вам всякого дальнейшего успеха в ней. Между прочим, отмечу, что на Иссыке, который я вообще хуже исследовал, чем Алматинки, Талгар, Тургень, кажется, имеются какие-то особые условия среды, которые обусловливают там появление особых „чиликских“, точнее говоря, сыртовых, тяньшанских видов...».

Следя за успехами В. П., М. Г. Попов в конце 1948 г. в письме с Сахалина признавался: «Ваша находка [географическая находка монотипного рода] *Microgynoecium* L. очень интересна. Я сам прозевал его, когда был на Чилике. Но всего все равно не уследишь».

В 1947 г. в Институте ботаники АН Казахской ССР В. П. Голоскоков выполнил монографическую работу «Флора и растительность высокогорных поясов Заилийского Алатау», по которой успешно защитил кандидатскую диссертацию. Монография увидела свет в 1949 г. Во время многочисленных экспедиционных исследований он собрал и проанализировал большой научный материал. Им выделен новый род *Pastinacopsis* Golosk. (*Umbelliferae*), описаны 56 новых для науки видов сосудистых растений из 15 семейств и 28 родов. Еще 30 новых видов описаны другими ботаниками по его прекрасным гербарным сборам. При критической оценке некоторых родов Виталий Петрович предложил около 20 новых номенклатурных комбинаций. Им также внесены ценные предложения по уточнению статей и советов «Международного кодекса ботанической номенклатуры». Виталий Петрович собрал более 50 тыс. листов гербария, издал в виде эксикат в выпусках «Списка растений Гербария флоры СССР» 196 видов растений, которые хранятся в самых крупных гербариях нашей страны и мира. Он опубликовал около 100 научных работ, в том числе 4 монографии. Наиболее известна его монография «Флора Джунгарского Алатау» (1982).

Виталий Петрович внес неоценимый вклад в развитие ботанической науки в Казахстане. Он — один из основателей Отдела флоры высших растений и Гербария Института ботаники АН КазССР, составитель и организатор 9-томной «Флоры Казахстана» (1956—1966), исполнитель и редактор 2-томного «Иллюстрированного определителя растений Казахстана», инициатор выпуска и редактор серийного издания «Ботанические материалы Гербария Института ботаники Академии наук Казахской ССР». Более 20 лет Виталий Петрович руководил коллективом Отдела флоры.

Участник Великой Отечественной войны в 1941—1942 гг. В. П. Голоскоков был ранен, награжден орденом Отечественной войны и многими боевыми медалями, Грамотой Верховного Совета Казахской ССР.

Помимо деловых заслуг Виталия Петровича очень хочется отметить его замечательные человеческие качества — необычайную скромность и деликат-

ность, постоянную готовность помочь людям. Общение с ним всегда приносит огромную радость его друзьям и коллегам. Он в полной мере воплотил в жизнь совет своего учителя, который как-то написал ему: «Дорогой Виталий Петрович, всегда нужно быть немного философом. Ученый, который не хочет слышать о философии, тот не ученый по существу, а ремесленник от науки, техническая ее сила. Но еще важнее быть не только ученым-философом, но также прежде всего человеком и воспитывать в себе снисхождение и доброту к другим, ко всему живому и неживому, столь же прекрасному и ценному, как сам человек. И всегда нужно при этом сохранять чувство юмора, без которого все тускнеет...».

Поздравляя Виталия Петровича с юбилеем, желаем ему крепкого здоровья, счастья и, как рекомендовал М. Г. Попов, «сохранять чувство юмора».

Виды растений, названные в честь В. П. Голоскокова

Aquilegia vitalii Gamaun.
Alchemilla goloskokovii Juz.
Allium goloskokovii Vved.
Dracocephalum goloskokovii Roldug.
Festuca goloskokovii E. Alexeev
Korovinia goloskokovii Bajt.
Lepidolepsis goloskokovii Poljak.
Oxytropis goloskokovii Bajt.
Pilopleura goloskokovii (Korov.) M. Pimen.
Plathytaenia goloskokovii Korov. (=*Semenovia goloskokovii* (Korov.) Bajt.)
Taraxacum goloskokovii Schischk.
Taraxacum vitalii Oraz.

Виды грибов, названные в честь В. П. Голоскокова

Amphisphaeria goloskokovii Kravtz.
Tilletia goloskokovii Schwartzm.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. П. ГОЛОСКОКОВА

1944. К механизму образования географического элемента *Aulacomnium palustre* (L.) Schwgr. в Северном Тянь-Шане // Бот. журн. Т. 29. № 4. С. 126—130. (Совместно с А. С. Лазаренко).

1945. Лох узколистный (джида) в Кзыл-Ординской области // Вестн. Казахск. филиала АН СССР. № 4. С. 46—48.

1946. О находке нового рода для флоры СССР (*Microgynecium* Hook. f.) // Сов. ботаника. № 4. С. 286—287.

Astragalus tauczilikensis Golosk. sp. nova // Флора СССР. М.—Л. Т. 12. С. 869—870, 882—883.

1949. Вечная мерзлота в высокогорных болотах Северного Тянь-Шаня // Тр. 3-й сессии АН КазССР. Алма-Ата. С. 310—318.

Древние ледники Заилийского Алатау // Вестн. АН КазССР. № 1. С. 80—82.

Материалы к флоре и растительности Чу-Илийских гор // Изв. АН КазССР. Сер. биол. № 4. С. 57—83. (Совместно с А. П. Гамаюновой).

Флора и растительность высокогорных поясов Заилийского Алатау. Алма-Ата. 203 с.

1950. Новые виды бобовых из Казахстана // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. М.—Л. Т. 13. С. 121—125.

Новые злаки из Северного Тянь-Шаня // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. М.—Л. Т. 12. С. 25—28.

Новый вид и род из семейства зонтичных // Там же. С. 198—201.

Новый вид мари из горной Средней Азии // Там же. С. 65—67.

Новые виды рода *Megacarpea* DC. // Там же. С. 101—103. (Совместно с И. Т. Васильченко).

О работе Конференции селекционеров и ботаников // Вестн. АН КазССР. № 7. С. 81—83.

Противоэрозионная роль высокогорных степей Заилийского Алатау // Вестн. АН КазССР. № 12. С. 56—61.

1951. Новые виды злаков из Казахстана // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. М.—Л. Т. 14. С. 72—74.

1953. Конференция по кормовой проблеме // Вестн. АН КазССР. № 5. С. 118—121. (Совместно с З. В. Кубанской).

Новые виды растений из Чу-Илийских гор // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 15. С. 13—18.

1954. Кормовые исследования зоны Сталинградского канала // Матер. Межфилиальск. совещ. по проблеме «Создание прочной кормовой базы для животноводства». Фрунзе. С. 83—89. (Совместно с Б. А. Быковым).

Миндаль вязолистный в Джунгарском Алатау // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. Вып. 17. С. 74—76.

Новый ковыль из Северного Тянь-Шаня // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. М.—Л. Т. 16. С. 39—40.

1955. Новые виды гусиного лука из Северного Тянь-Шаня // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. М.—Л. Т. 17. С. 86—89.

Новые виды мятликов горного Казахстана // Вестн. АН КазССР. Алма-Ата. № 1. С. 36—55.

Определитель растений семейства маревых Казахстана. Алма-Ата. 108 с. (Совместно с П. П. Поляковым).

Растительность высокогорных болот Северного Тянь-Шаня // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Т. 1. С. 36—55.

1956. Материалы к флоре хребта Турайгыр // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Т. 3. С. 47—75.

Новый вид березы из гор Средней Азии // Вестн. АН КазССР. № 2. С. 92—93.

Растительный покров хребта Турайгыр // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Т. 4. С. 47—75.

Смородины Казахстана // Изв. АН КазССР. Сер. биол. № 11. С. 9—11.

1957. Каркас кавказский в Джунгарском Алатау // Бот. журн. Т. 42. № 1. С. 32—40.

Критические заметки к эксикатам // Список растений Гербария флоры СССР. Л. Т. 14. Вып. (Fasciculus) 83. *Berberis iliensis* M. Pop. С. 85; *Chesneya dshungarica* Golosk. С. 90; *Astragalus semenovii* Bge. С. 91; *Oxytropis semenovii*

Bge. С. 91; *Limonium Michelsonii* Lincz. С. 97; *Eremostachys iliensis* Rgl. С. 98—99.

Систематические заметки о бобовых Казахстана // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. М.—Л. Т. 18. С. 109—118.

Lepechinella michaelis Golosk. sp. nova // Список растений Гербария флоры СССР. Л. Т. 14. С. 97—98.

1958. О ботанико-географических связях афлатунии вязолистной // Изв. АН КазССР. Сер. бот. и почв. № 3. С. 66—71.

Роды *Eremurus, Gagea, Majanthemum, Paris* // Флора Казахстана. Алма-Ата. Т. 2. С. 109—117, 118—134, 227, 230.

1959. Новый вид ковыля из Джунгарского Алатау // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. М.—Л. Т. 19. С. 46—47.

Флористические исследования в Джунгарском Алатау // Бот. журн. Т. 44. № 1. С. 104—108.

1960. Люцерны и клевера Казахстана — лучшие кормовые растения // Изв. АН КазССР. Сер. бот. и почв. № 1 (7). С. 58—72.

Новые виды из горного Казахстана // Вестн. АН КазССР. № 1. С. 89—91. (Совместно с А. Н. Васильевой).

Новый парнолистник из Бетпак-Далы // Изв. АН КазССР. Сер. бот. и почв. № 1 (7). С. 73—76. (Совместно с Н. Л. Семиотрочевой).

Приспособления растений к засухе // Природа. № 6. С. 108.

Семейства Ореховые—Тутовые, Ремнецветные—Кирказоновые, Аизовые—Портулаковые // Флора Казахстана. Алма-Ата. Т. 3. С. 53—77, 82—90, 326—328.

Семейство Маревые // Там же. С. 179—320. (Совместно с П. П. Поляковым).

Salix hypericifolia Golosk. sp. nova // Там же. С. 434.

1961. Гербарий и флористическая изученность Казахстана // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Т. 10. С. 3—22.

Предисловие, характеристика семейства Бобовые с ключом для определения родов, роды *Gleditschia—Chesneya,* подроды *Phaca, Carpinus, Hypoglottis, Trimeniacus, Tragacantha, Galycophysa* рода *Astragalus* // Флора Казахстана. Алма-Ата. Т. 5. С. 3—90, 90—184, 491—492.

Роды *Alchemilla, Prunus, Amygdalus, Aflatunia, Cerasus, Padus, Armeniaca, Persica* // Флора Казахстана. Алма-Ата. Т. 4. С. 462—480.

Семейства Каперсовые, Резедовые—Росянковые, Камнеломковые // Там же. С. 169—171, 339—343, 365—385.

1962. Афлатунники Джунгарского Алатау // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Т. 13. С. 163—188. (Совместно с И. И. Ролдугиным).

Иллюстрированный определитель растений семейства бобовых Казахстана. Алма-Ата. 358 с. (Совместно с А. Н. Васильевой и др.).

1963. Гербарий типов растений Казахстана // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Вып. 1. С. 4—67.

Критические заметки к эксикатам // Список растений Гербария флоры СССР. Л. Т. 13. Вып. (Fasciculus) 86. *Cleistogenes squarrosa* (Trin) Keng. С. 27; *C. Toroldii* (Stapf ex Hemsl.) Roshev. С. 28; *Schismus arabicus* Nees. С. 28; *Eremurus inderiensis* (M. B.) Regel. С. 28—29; *Allium caesium* Schrenk. С. 29—30; *A. decipiens* Fisch. С. 30; *A. korolkovii* Regel. С. 30—31; *Crocus alatavicus* Regel et Semen. С. 31; *Celtis caucasica* Willd. С. 31—32; *Atraphaxis muschketovii*

Krassn. C. 32; *Kirilowia eriantha* Bunge. C. 32; *Corispermum lehmannianum* Bunge. C. 33; *Silene brahuica* Boiss. C. 33—34; *Silene gavrilovii* (Krassn.) M. Pop. C. 33—34; *Aquilegia vitalii* Gamajun. C. 34; *Delphinium iliense* Huth. C. 34; *D. semibarbatum* Bienert. C. 34—35; *D. songoricum* (Kar. et Kir.) Nevski. C. 35; *Anemone petiolulosa* Juz. C. 35—36; *Papaver croceum* Ledeb. C. 36; *Spiraenthus schrenkianus* (Fisch. et Mey.) Maxim. C. 36; *Chamaerhodos songorica* Juz. C. 36—37; *Ammothamnus songoricus* (Schrenk) Lipsky. C. 37; *Astragalus arganaticus* Bunge. C. 37; *A. dendroides* Kar. et Kir. C. 38; *Oxytropis merkensis* Bunge. C. 38; *Haplophyllum multicaule* Vved. C. 38—39; *Dictamnus angustifolius* G. Don. C. 39; *Euphorbia pachirrhiza* Kar. et Kir. C. 39; *Lavatera thuringiaca* L. C. 40; *Hypericum elongatum* Ledeb. C. 40; *Dendrostellera arenaria* Pobed. C. 41; *D. stachioides* (Schrenk) Van-Tieg. C. 41; *Oedibasis apiculata* (Kar. et Kir.) K.-Pol. C. 41—42; *Gentiana kaufmanniana* Regel. et Schmalh. C. 42; *G. turkestanorum* Gand. C. 42; *Calystegia hederacea* Wall. C. 42—43; *Arnebia guttata* Bunge. C. 43; *Lappula rupestris* (Schrenk) Gurke. C. 43—44; *Rochelia peduncularis* Boiss. C. 44; *Rindera tetraspis* Pall. C. 44—45; *Lagochilus hirtus* Fisch. et Mey. C. 45; *Veronica rubrifolia* Boiss. C. 45; *Leptunis trichoides* (J. Gay) Schischk. C. 46; *Gallium tenuissimum* M. B. C. 46—47; *Kaschgaria komarovii* (Krasch. et Rubz.) P. Poljak. C. 47; *Trichanthemis karataviensis* Regel. et Schmalh. C. 47; *Jurinea semenovii* (Herd.) C. Winkl. C. 48; *Plagiobasis centauroides* Schrenk. C. 48; *Serratula dshungarica* Jljin. C. 48—49. Вып. (Fasciculus) 87. *Lasiagrostis caragana* Trin. et Rupr. C. 49—50; *Piptatherum latifolium* (Roshev.) Nevski. C. 50; *P. songoricum* (Trin. et Rupr.) Roshev. C. 50—51; *Eremopoa songorica* (Schrenk) Roshev. C. 51; *Festuca sulcata* Hack. C. 51—52; *Agropyron dshungaricum* Nevski. C. 52; *Aegilops squarrosa* L. C. 52—53; *Carex turkestanica* Regel. C. 53; *Tunica stricta* (Bunge) Fisch. et Mey. C. 54; *Aquilegia karelinii* (Backer) O. et B. Fedtsch. C. 54; *A. lactiflora* Kar. et Kir. C. 54—55; *Ranunculus polyrhizus* Steph. C. 55; *Erysimum diffusum* Ehrh. C. 55—56; *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. C. 56—57; *Tauscheria lasiocarpa* Fisch. C. 57; *Cryptospora falcata* Kar. et Kir. C. 58; *Tetracme quadricornis* (Steph.) Bunge. C. 58—59; *Litvinovia tenuissima* (Pall.) Woron. C. 59; *Alyssum dasycarpum* Steph. C. 59—60; *A. desertorum* Staph. C. 60—61; *Potentilla soongorica* Bunge. C. 61; *Orthurus heterocarpus* (Boiss.) Juz. C. 61—62; *Hulthemia berberifolia* (Pall.) Dumort. C. 62; *Aflatunia ulmifolia* (Franch.) Vass. C. 62—63; *Astragalus ellipsoideus* Ledeb. C. 63; *A. nikolai* Boriss. C. 63—64; *A. platyphyllus* Kar. et Kir. C. 64; *Hedysarum aculeatum* Golosk. C. 64; *H. songoricum* Bong. C. 64—65; *H. subglabrum* (Kar. et Kir.) B. Fedtsch. C. 65; *Vicia costata* Ledeb. C. 65; *Vicia tetrasperma* (L.) Moench. C. 66; *Polygala hybrida* DC. C. 66—67; *Euphorbia pachyrrhiza* Kar. et Kir. C. 67; *Hypericum scabrum* L. C. 67—68; *Krasnovia longifolia* (Kar. et Kir.) M. Pop. C. 68; *Schrenkia vaginata* (Ledeb.) Fisch. et Mey. C. 68; *Ferula syreitschikovii* K.-Pol. C. 69—70; *Gentiana olivieri* Grisb. C. 70; *Onosma gmelinii* Ledeb. C. 70; *Lappula spinocarpos* (Forsk.) Ashers. C. 70—71; *Heterocarium rigidum* DC. C. 71; *Phlomis oreophila* Kar. et Kir. C. 72; *P. tuberosa* L. C. 72—73; *Rhinanthus songoricus* (Stern.) B. Fedtsch. C. 73; *Pedicularis dolichorhiza* Schrenk. C. 73; *P. macrochila* Vved. C. 73—74; *P. physocalix* Bunge. C. 74; *Ligularia altaica* DC. C. 74.

Семейства Шикшевые—Конскокаштановые, Крушиновые—Липовые, Франкелиевые—Ладанниковые, Лоховые // Флора Казахстана. Алма-Ата. Т. 6. С. 110—125, 129—140, 169—192, 220—225.

1964. Дикорастущий виноград в Заилийском Алатау // Бот. журн. Т. 49. № 5. С. 742—743.

Новые виды рода астрагал из юго-восточного Казахстана // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Вып. 2. С. 14—24.

Формация симпегмы в Тянь-Шане // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Т. 18. С. 3—30. (Совместно с З. В. Кубанской).

Характеристика семейства Бурачниковые с ключом для определения родов, роды *Heterocarium—Trichodesma* семейства Вербеновые; роды *Prunella—Eremostachis* семейства Губоцветные; дополнения к тому // Флора Казахстана. Алма-Ата. Т. 7. С. 156—162, 202—290, 364—389, 477—478.

1965. Новые виды мордовников юго-восточного Казахстана // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Вып. 3. С. 47—54.

Семейства Жимолостные—Адоксовые; характеристика семейства Сложноцветные с ключом для определения триб; дополнения к 5-му тому // Флора Казахстана. Алма-Ата. Т. 8. С. 214—245, 302—306, 422, 426—429.

1966. Девятитомная «Флора Казахстана» // Изв. АН КазССР. Сер. биол. № 5. С. 97—103.

Критические заметки к эксикатам // Список растений Гербария флоры СССР. Л. Т. 16. Вып. (Fasciculus) 89. *Draba huetii* Boiss. С. 10; *Astragalus ornitorrhynchus* M. Pop. С. 14; *A. schanginianus* Pall. С. 14—15; *A. scoparius* Schrenk. С. 15; *Oxytropis podoloba* Kar. et Kir. С. 15; *Rochelia leiocarpa* Ledeb. С. 18—19; *Pyrethrum semenovii* (Herd.) Winkl. ex O. et B. Fedtsch. С. 24; *Cancrinia discoidea* (Ledeb.) Poljak. С. 26; *C. goloskokovii* (Poljak.) Tzvel. С. 26; *Acantholepis orientalis* Less. С. 27; *Crepis darvazica* Krasch. С. 27. Вып. (Fasciculus) 90. *Henrardia persica* (Boiss.) C. E. Hubb. С. 28; *Allium altissimum* Regel. С. 28; *Iris alberti* Regel. С. 29; *Polygonum songoricum* Schrenk. С. 29; *Minuartia* meyeri (Boiss.) Bornm. С. 29—30; *Papaver litwinovii* Fedde ex Bornm. С. 30; *Alliaria officinalis* Andrz. ex M. B. С. 30—31; *Alyssum stenostachyum* Botsch. et Vved. С. 31; *Buchingera axillaris* Boiss. С. 31; *Spiraea lasiocarpa* Kar. et Kir. С. 31—32; *Sorbus persica* Hedl. С. 32; *Trigonella geminiflora* Bunge. С. 32; *T. orthoceras* Kar. et Kir. С. 33; *Melissitus dasycarpus* (Ser.) Latsch. ex Golosk. С. 33—34; *Medicago meyeri* Grun. С. 34; *Astragalus campylotrichus* Bunge. С. 34; *A. campylorrhynchus* Fisch. et Mey. С. 35; *A. compositus* Pavl. С. 35; *A. vicarius* Lipsky. С. 35—36; *A. stalinskyi* Sir. С. 36; *A. sesamoides* Boiss. С. 36; *A. rytilobus* Bunge. С. 37; *A. nemotodes* Bunge. С. 37; *A. neo-lipskianus* M. Pop. С. 37—38; *A. megalomerus* Bunge. С. 38; *A. xanthomeloides* Korov. et M. Pop. С. 38; *A. schrenkianus* Fisch. et Mey. С. 38—39; *Vicia ervilia* (L.) Willd. С. 39; *Lathyrus inconspicuus* L. С. 39—40; *Geranium transversale* (Kar. et Kir.) Vved. ex Pavl. С. 40; *Euphorbia franchetii* B. Fedtsch. С. 40—41; *Acer semenovii* Regel et Herd. С. 41—42; *Carum atrosanguineum* Kar. et Kir. С. 42; *Goniolimon cuspidatum* Gamajun. С. 42; *Lappula sinaica* (DC.) Aschers. ex Schweinf. С. 42—43; *Heterocaryum oliganthum* (Boiss.) Bornm. С. 43; *Eremostachys fetissovii* Regel. С. 43—44; *E. labiosa* Bunge. С. 44; *Betonica foliosa* Rupr. С. 44—45; *Salvia sclarea* L. С. 45; *Ziziphora clinopodioides* Lam. С. 45—46; *Z. tenuior* L. С. 46; *Lycium flexicaule* Pojark. С. 46—47; *Bungea vesiculifera* (Herd.) Pavl. et Lipsch. С. 47; *Galium verticillatum* Danth. С. 47; *Asperula setosa* Gaub. et Spach. С. 48; *Lonicera korolkovii* Stapf. С. 48; *L. nummularifolia* Gaub. et Spach. С. 49; *Campanula alberti* Trautv. С. 49; *Jurinea suffruticosa* Regel. С. 50.

Систематические заметки по астрагалам Киргизского хребта // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Вып. 4. С. 43—53.

Трибы Календуловые—Мордовниковые; характеристика трибы Цинаровые с ключом для определения родов, роды *Xeranthemum—Thevenolia*; характеристика трибы Цикориевые с ключом для определения родов, роды *Cychorium—Acanthocephalus*; дополнения к 6-му тому // Флора Казахстана. Т. 9. С. 178—205, 406—415, 575—576.

1967. Критические заметки к эксикатам // Список растений Гербария флоры СССР. Л. Т. 17. Вып. (Fasciculus) 97. *Chenopodium botrys* L. С. 58—59; *Astragalus trichanthus* Golosk. С. 64—65; *A. nikitinae* B. Fedtsch. С. 65; *Scaligeria setacea* (Schrenk) Korov. С. 69—70; *Convolvulus pseudocantabrica* Schrenk. С. 72—73; *Sideritis montana* L. С. 74—75; *Stachys sylvatica* (L.) DC. С. 76—77. Вып. (Fasciculus) 98. *Veronica campylopoda* Boiss. С. 83; *Valeriana coronata* (L.) DC. С. 83—84; *Chardinia orientalis* (L.) Kuntze. С. 91; *Crupina vulgaris* Cass. С. 94.

1968. Первое дополнение к «Гербарию типов растений Казахстана» // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Вып. 5. С. 3—14.

75-летие академика АН КазССР Н. В. Павлова // Вестн. АН КазССР. № 12. С. 50—52. (Совместно с Н. С. Филатовой).

1969. Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Т. 1. Алма-Ата. 644 с. (Совместно с М. С. Байтеновым и др.).

Николай Васильевич Павлов (к 75-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 54. № 5. С. 795—798. (Совместно с Н. С. Филатовой).

Особенности видового эндемизма во «Флоре Казахстана» // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Вып. 6. С. 3—12.

1971. Два новых вида растений из горного Казахстана // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Вып. 7. С. 19—27.

Эндемичные растения Казахстана и их охрана // Матер. Совещ. по охране растительного мира республик Средней Азии и Казахстана. Ташкент. С. 172—180.

1972. Вяз карликовый в Джунгарском Алатау // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Вып. 8. С. 3—10.

Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Т. 2. Алма-Ата. 571 с. (Совместно с М. С. Байтеновым и др.).

Новый вид песчаного астрагала из юго-западного Прибалхашья // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Вып. 8. С. 32—35.

Основатель казахстанской школы ботаников Н. В. Павлов // Изв. АН КазССР. Сер. биол. № 5. С. 18—21.

Родовой эндемизм во флоре Казахстана // История флоры и растительности Евразии. Л. С. 145—155.

1974. Еще раз о каркасе кавказском в Джунгарском Алатау // Бот. журн. Т. 59. № 7. С. 1020—1023.

Памяти товарища (П. П. Поляков, 1902—1974) // Изв. АН КазССР. Сер. биол. № 6. С. 84—85. (Совместно с Н. С. Филатовой).

Proposal 147. To add a new paragraph to Recomendation 23B // Taxon (Utrecht). Vol. 23. N 5-6. P. 878.

1975. Заметки о *Gagea vaginata* M. Pop // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Вып. 9. С. 7—9.

Систематические заметки по роду *Lappula* Gilib. Казахстана // Флора и растительные ресурсы Казахстана. Алма-Ата. С. 69—80.

Recomendation 23B // Taxon (Utrecht). Vol. 24. N 1. P. 214.

Recomendation 23B // Synopsis of Proposals on Bot. Nomenclature. Leningrad. P. 214.

1977. Два новых вида растений из Тянь-Шаня // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Вып. 10. С. 31—36.

1979. Критические заметки к эксикатам // Список растений Гербария флоры СССР. Л. Т. 22. Вып. (Fasciculus) 116. *Polygonum rupestre* Kar. et Kir. С. 24; *Londesia eriantha* Fisch. et Mey. С. 24—25; *Arthrophytum longibracteatum* Korov. С. 25; *Taphrospermum altaicum* C. A. Mey. С. 27; *Astragalus cognatus* C. A. Mey. С. 30; *Astragalus heptapotamicus* Sumn. С. 30; *A. lanuginosis* Kar. et Kir. С. 31; *A. tibetanus* Benth. С. 32; *Oxytropis bosculensis* Golosk. С. 32; *Aulacospermum rupestre* M. Pop. С. 34; *Apocynum lancifolium* Russan. С. 35; *Dracocephalum nodulosum* Rupr. С. 36—37; *D. peregrinum* L. С. 37; *Lagochilus di-acanthophyllus* (Pall.) Benth. С. 37—38; *Campanula wolgensis* P. Smirn. С. 39; *Serratula suffruticosa* Schrenk. С. 41.

Редкие и реликтовые растения Северного Тянь-Шаня, находящиеся на крайнем пределе ареала // Охрана растительного мира. Алма-Ата. С. 48—53.

Эндемичные растения Джунгарского Алатау // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Вып. 11. С. 9—21.

1981. Красная книга Казахской ССР. Ч. 2. Растения. Алма-Ата. 262 с. (Совместно с С. А. Абдулиной и др.).

1982. К вопросу о вторичном цветении пустынных растений // Проблемы освоения пустынь. № 3. С. 64—67.

Критические заметки о *Silene tianschanica* Schischk. и *Euphorbia heptapotamica* Golosk. // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Вып. 12. С. 28—31.

О географических названиях растений в систематике // Там же. С. 9—11.

Флора Джунгарского Алатау. Алма-Ата. 222 с.

1985. Опыт применения перфокарт во флористике // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата. Вып. 14. С. 41—44. (Совместно с С. А. Абдулиной).

С. А. Арыстангалиев, И. И. Ролдугин, С. А. Абдулина

Институт ботаники НАН
Республики Казахстан
Алматы

Получено 11 V 1994

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58 (031)

William T. Stearn. Botanical Latin. History, Grammar, Syntax, Terminology and Vocabulary. Fourth edition. Newton Abbot: David and Charles, 1992.[1] XIV. 546 p., ill. (Уильям Т. Стерн. Ботаническая латынь. История, грамматика, синтаксис, терминология и словарь. 4-е изд. 1992)

M. E. KIRPICZNIKOV. *WILLIAM T. STEARN*. BOTANICAL LATIN. 4TH ED. 1992

Habent sua fata libelli — книги имеют свою судьбу. Судьба книги Стерна необычна. Вряд ли найдется другое ботаническое сочинение, которое бы менее чем за 30 лет выдержало 4 издания, а вместе с перепечатками выходило в свет 7 раз.

Новое издание от 3 прежних хорошо отличается внешне. Увеличен формат книги до 25 × 17 см (3-е издание было форматом 22 × 14.5 см), а прочный переплет снабжен полиграфически прекрасно выполненной художественной суперобложкой. Изменился и набор — шрифт стал крупнее, лучше читается.

Что касается архитектоники книги, то она осталась такой же, как и в первых 3 изданиях: сохранено число частей и глав, повторены те же ботанические рисунки и т. д.[2] Почти неизменными остались и библиографические списки (а их в книге всего 10), в них внесены лишь небольшие дополнения.

Из существенно нового, чем отличается 4-е издание от предыдущих, следует прежде всего отметить примерно 400 слов, заново внесенных в словарь (Vocabulary). Некоторые из дополнений вызывают недоумение. Например, появилось слово achlamydeus, но нет других слов из этой же терминологической группы (dichlamydeus, homochlamydeus, heterochlamydeus). Интересен вновь появившийся термин baccarium для многокостянки, как у *Rubus*. Впрочем, разбирать подробнее книгу Стерна и его словарь нет надобности. «Botanical Latin» многократно рецензировалась и неизменно получала похвальные отзывы.[3] Несмотря на это, до сих пор далеко не все ботаники представляют себе, насколько важен и велик информационный потенциал, который имеет книга «Botanical Latin».

Новое улучшенное издание, надо надеяться, дополнит число почитателей этой книги. Несомненно, ей суждено жить еще не одно десятилетие и оставаться одним из лучших пособий для всех ботаников, желающих более осознанно разбираться в своей профессии, а не быть просто хорошими ремесленниками.

---

[1] В обзоре новых книг, помещенных в журнале «Taxon» (1933. Vol. 42. N 2. P. 512), указано «Feb. 1993».

[2] К сожалению, исчез симпатичный рисунок «Auctor et uxor» («Автор и супруга»), в предыдущих изданиях завершавший книгу.

[3] На русском языке см. развернутую рецензию на 1-е издание: Н. Н. Забинкова, М. Э. Кирпичников. Уильям Стерн. Ботаническая латынь (Бот. журн. 1966. Т. 51. № 11. С. 1654—1657).

Книга «Botanical Latin» стоит относительно недорого — 25 долларов (цена, обозначенная на суперобложке).

М. Э. Кирпичников

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 IV 1994

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 8

УДК 0.19.941 : 002.01 : 581.5

D. Ivan, N. Doniţă, G. Coldea, V. Sanda, A. Popescu, T. Chifu, N. Boscaiu, D. Mititelu, M. Pauca-Comanescu. Vegetation potentielle de la Roumanie. Braun-Blanquetia. Vol. 9. Camerino, 1993. 78 p. (Д. Иван, Н. Доница, Г. Колдеа, В. Санда, А. Попеску, Т. Шифу, Н. Боскаю, Д. Мититeлу, М. Паука-Команеску. Потенциальная растительность Румынии. Браун-Бланкетия. Т. 9. Камерино, 1993)

Z. V. KARAMYSHEVA, T. K. YURKOVSKAYA. *D. IVAN, N. DONITĂ, G. COLDEA ET AL.* THE POTENTIAL VEGETATION OF RUMANIA. 1993

В 1993 г. вышла в свет коллективная монография, посвященная растительности одной из очень интересных в ботанико-географическом отношении прибалканских стран — Румынии. Книга опубликована в международном издании «Braun-Blanquetia», названном именем J. Braun-Blanquet — крупнейшего европейского фитоценолога, основателя западноевропейской флористической системы классификации, известной также как школа Цюрих—Монпелье, или SIGMA.

Учредителями издания, выходящего под эгидой Ассоциации дружбы фитосоциологов и Международной ассоциации по изучению растительности (IAVS), являются Отдел ботаники и экологии Университета Камерино (Camerino) в Италии и Международная станция фитосоциологии Байель (Bailleul) во Франции. Редколлегия состоит из известных ботаников Европы J.-M. Gehu (Франция), F. Pedrotti и S. Pignatti (Италия), S. Rivas-Martinez (Испания) и E. Hübl (Австрия).

По замыслу организаторов, в этой серии трудов публикуются монографии или серии статей, в которых развиваются идеи выдающихся фитоценологов Европы Браун-Бланке и Тюксена, упрочиваются традиции созданных ими научных школ. Рецензируемая монография — 9-й том Braun-Blanquetia. В 1-м томе, вышедшем в свет 10 лет тому назад, была опубликована монография W. Matuszkiewisz — известного польского фитоценолога, наиболее убежденного в настоящее время приверженца системы классификации Braun-Blanquet в ее классической интерпретации.[1] 2-й, 3-й и 8-й тома — это сборники статей. 2-й том (о флоре и растительности Италии), вышедший в 1988 г., посвящен памяти проф. Valerio Giacomini,[2] а 3-й под названием «Спонтанная растительность поселений» представляет собой труды 31-го симпозиума IAVS, состоявшегося во Франции в апреле 1988 г. В 8-м томе также опубликованы труды Симпозиума IAVS, посвященного растительности гор (Пекин, сентябрь, 1986 г.).

---

[1] W. Matuszkiewicz. Die Karte der potentiellen natürlichen Vegetation von Pollen. Braun-Blanquetia. Vol. 1. Camerino, 1984.

[2] См. рецензию Б. М. Миркина и А. И. Соломеща (Бот. журн. 1991. Т. 76. № 7. С. 1033—1035).

Тематика опубликованных в Braun-Blanquetia монографий очень разнообразна: в 1989 г. — о развитии растительности и изменении местообитаний на полях, оставленных под пар после винограда (автор M. Richter); в 1990 г. — о растительности одного из регионов Италии и ее динамике (авторы J. Falinski и F. Pedrotti); в 1991 г. — о ревизии сорной средиземноморской и европейской растительности порядка *Secalietalia* (G. Ferro); в 1991 г. — об экоморфологическом изучении вечнозеленого листа (M. de Lilles).

Тома выходят нерегулярно и публикуются на одном из 5 европейских языков — французском, английском, итальянском, немецком или испанском. Рецензируемый том опубликован на французском языке (резюме дано на немецком и французском языках).

В кратком предисловии раскрывается содержание книги и формулируются основные идеи (об объекте исследования, объеме картируемых единиц и т. д.), которые далее обсуждаются и подкрепляются фактическим материалом. Авторы отмечают, что данная монография представляет собой результат сотрудничества румынских специалистов в реализации международного проекта «Карта растительности Европы» (М. 1 : 2.5 млн) и пояснительного текста к ней.

Довольно детально излагается история изучения растительности Румынии начиная со второй половины XIX в. Отмечены основные публикации по характеристике растительности всей Румынии и отдельных зональных и региональных типов. Перечислены карты растительности, первые из которых (карты лесов) были опубликованы в конце XIX в.

Значительная часть текста посвящена анализу природных факторов, обусловливающих дифференциацию растительности. Особенно большое внимание уделено климатическим (гидротермическим) параметрам — их широтным и долготным различиям и изменениям климата в горных массивах (последние занимают до 60% территории Румынии).

Авторы полагают, что особо значимую роль в закономерностях распространения растительности на равнинах играет годовое количество осадков, а высотная поясность в горах связана как с вертикальным градиентом температуры, так и с изменением годовой суммы осадков. Для вертикальных поясов, по мнению авторов, характерны умеренный, бореальный и арктоальпийский климаты. Последний определяется как холодный (среднегодовая температура 0—3 °С) и гумидный (среднегодовое количество осадков 1300—1400 мм). Специально обсуждается проблема взаимосвязи климата и рельефа: преобразование климата в зависимости от экспозиции и крутизны склонов, значение локальных микроклиматических особенностей в распределении растительных сообществ в горах и т. д. Раздел, посвященный климату, иллюстрируется климадиаграммами.

Специально анализируются почвы с точки зрения их типологии, минерального и механического состава, водообеспеченности и т. п. Рассматриваются связи растительности с эдафическими условиями.

Небольшой, но очень содержательный раздел посвящен флоре Румынии. Авторы не приводят количественного анализа флоры, в которой насчитывается приблизительно 3500 таксонов, а основное внимание уделяют ее географическому анализу по крупным фитогеографическим категориям (виды циркумполярные, евразиатские и европейские, средиземноморские, южно- и юго-восточноевропейские, континентальные и понтические, атлантические, а также эндемичные, адвентивные и космополиты), а далее — по зональным (sensu Schmid) и интразональным флорам, которые они также анализируют по составу геоэлементов.

Последняя часть вводного раздела посвящена послеледниковой истории растительности (начиная с позднего дриаса). Эта часть иллюстрируется спорово-пыльцевой диаграммой.

Основным содержанием монографии является описание картируемых единиц, которые выделены на территории Румынии в соответствии с принципами, разработанными для «Карты растительности Европы» в целом. Характеристика единиц (их всего 53) состоит из формулировки картируемой единицы в легенде к карте растительности Европы, научного названия синтаксонов (по системе Braun-Blanquet), встречающихся в контуре этой единицы, краткого анализа структуры (пространственной структуры растительного покрова, горизонтальной и вертикальной структуры основных сообществ), перечня доминантных и дифференцирующих, главным образом географически локальных или отражающих экологическую специфику растительности видов, по которым эта единица отличается от других. Дается краткая характеристика местообитаний и указывается распространение картируемого подразделения в пределах Румынии. Для многих единиц приведены научные названия синтаксонов вторичной растительности.

Сведения о флористическом составе синтаксонов приводятся в 19 сводных таблицах, которые занимают около половины текста. Таблицы построены не совсем традиционно для системы Braun-Blanquet: описания сгруппированы в них по безранговым подразделениям, а не по синтаксонам более высокого ранга (например, название табл. 1 — «Альпийская растительность», табл. 2 — «Субальпийская растительность», табл. 12 — «Псаммофитная растительность», табл. 13 — «Галофитная растительность» и т. д.). Каждый вертикальный столбец в таблицах соответствует ассоциации (их всего 67), где для всех видов даны показатели их константности.

Картируемые единицы подчинены безранговым подразделениям (les grandes unites), названия которых полностью соответствуют высшим заголовкам легенды «Карты растительности Европы». Из 20 выделенных для всей Европы подразделений в Румынии встречаются 11, 7 из которых относятся к зональной растительности (широтно- и высотно-зональной, по определению авторов), а 4 являются азональными. Дается очень сжатая характеристика всех 11 высших единиц и отмечаются специфические их особенности, характерные для Румынии.

Несколько слов о карте, на которую ориентирован текст. Карта (М. 1 : 2 млн), помещенная в приложении к тексту, является, как мы отмечали выше, фрагментом «Карты растительности Европы». Однако она имеет самостоятельное значение как последняя модель растительного покрова Румынии, синтезирующая все новейшие картографические материалы и иные сведения о растительности этой страны. На карте хорошо читаются общие ботанико-географические закономерности. Четко различаются растительность гор и равнин, а в их пределах — зональные и высотно-поясные подразделения (широколиственные мезофитные дубовые леса, широколиственные ксеротермофитные дубовые леса, лесостепь, степи, альпийская и субальпийская растительность, горные неморальные дубовые леса, горные бореальные хвойные леса), а также растительность пойм рек, засоленных местообитаний и др. Карта наглядно показывает хорошую изученность растительности, а также ее богатство и разнообразие на территории Румынии. Здесь представлено около 10% от общего числа отраженных на карте всей Европы единиц, тогда как площадь Румынии составляет всего лишь 2% территории Европы.

Резюмируя сказанное, можно заключить, что опубликованная румынскими коллегами монография — несомненно, ценная сводка о растительности этой страны. Задуманная как часть пояснительного текста к карте Европы, она вышла за рамки первоначального замысла, так как в ней обобщен очень разнообразный материал по флоре, составу и структуре растительного покрова, его географии и истории. Опубликованные сводные таблицы синтаксонов, а также карта с описанием всех основных встречающихся в Румынии типов

сообществ явятся незаменимым источником информации для дальнейших сопоставлений и ботанико-географического анализа Европы в целом.

В порядке дискуссии хотелось бы высказать ряд соображений. Авторы отмечают, что основным принципом, которым они руководствовались, является показ на карте потенциальной растительности (термин, введенный Р. Тюксеном), т. е. той, которая покроет территорию в случае снятия антропогенного влияния и которая отразит новое состояние среды, кардинально измененной человеком. Этот подход, используемый и в названии монографии, и в названии карты, представляется нам несколько противоречащим основным установкам карты растительности Европы. По согласованному решению редакционной коллегии Карты, она является картой восстановленной растительности, т. е. на ней показана растительность, отражающая исходный естественный экологический потенциал. Если же оценивать представление о «потенциальной» растительности, то оно кажется нам (и эта точка зрения неоднократно высказывалась в русской картографической литературе) очень трудно установимым в природе понятием в связи со сложными преобразованиями как прямо-, так и косвеннодействующих факторов, которые произошли в результате антропогенного влияния.

Жаль, что авторы не высказали своей точки зрения относительно искусственности объединения альпийской и тундровой растительности в единое, самое крупное подразделение легенды, как это сделано в «Карте растительности Европы». Климатические показатели, приведенные для альпийского пояса в горах Румынии, очень наглядно свидетельствуют о том, что холодный, но гумидный (с годовым количеством осадков 1300—1400 мм) климат альпийских высокогорий резко отличается от своеобразного климата тундровой зоны с небольшим (400—500 мм в год) количеством осадков, особенно зимних, наличием вечной мерзлоты и обусловленных ею криогенных форм нано- и микрорельефа, круглосуточным освещением в течение всего вегетационного периода и т. д. Все эти природные особенности обусловливают доминирование в тундровых сообществах особых экобиоморф.

Авторы рассматривают все картируемые единицы, показанные на карте Румынии, как территориальные. Однако, по-видимому, это относится лишь к части этих единиц, так как в основном на карте отражается географическое распространение типологических единиц. Сопутствующие же синтаксоны привлекаются при описании картируемых единиц.

Эти соображения, высказанные в порядке дискуссии, отнюдь не снижают нашей общей высокой оценки опубликованной монографии.

З. В. Карамышева, Т. К. Юрковская

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 II 1994

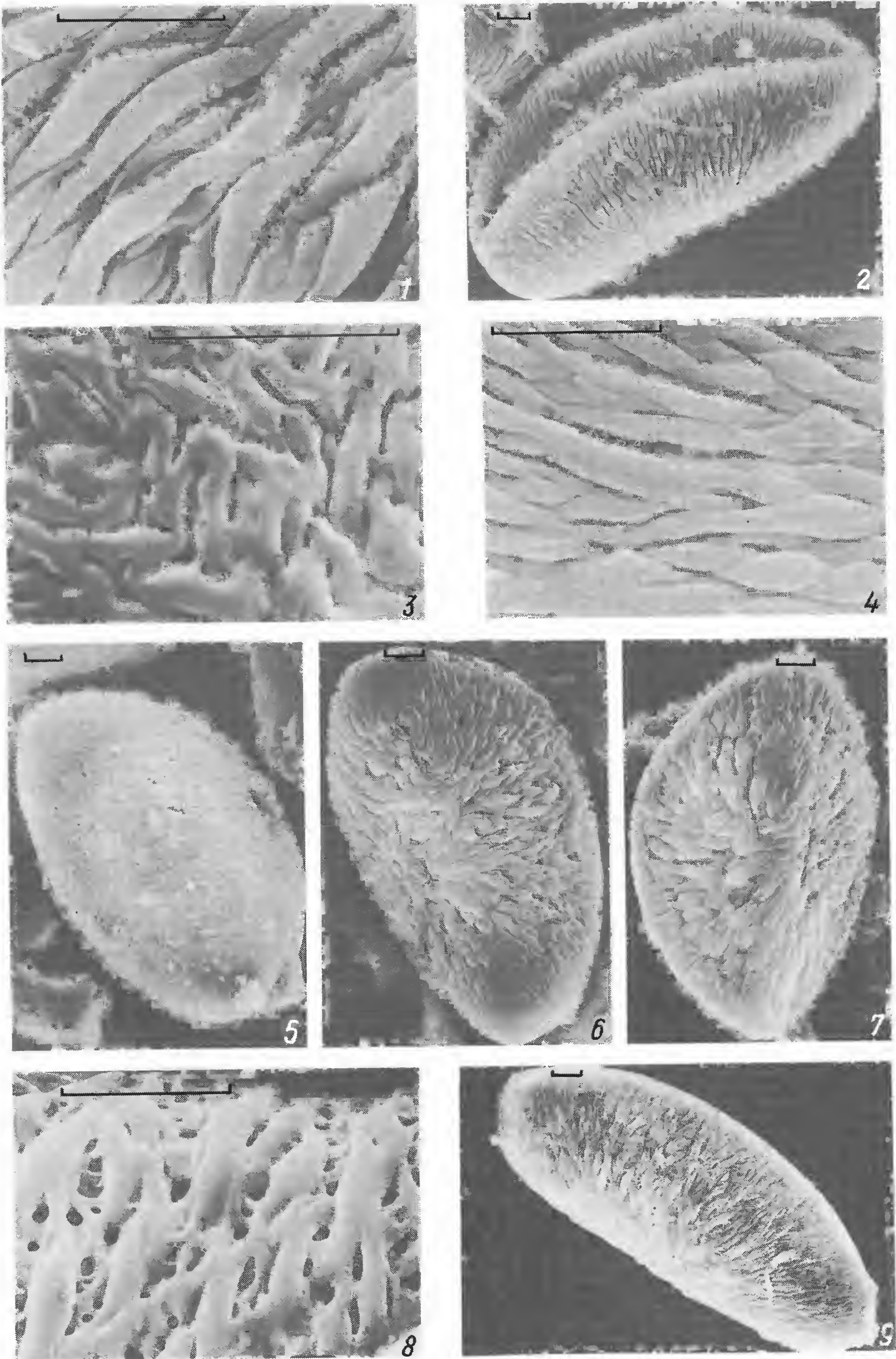


Таблица I. Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов *Alstroemeria*.

1, 2 — A. brasiliensis; *3, 5 — A. pulchra*; *4 — A. caryophyllacea*; *6 — A. psittacina*; *7 — A. aurea*; *8, 9 — A. ligtu*. *1, 4* — струйчатая экзина; *2, 5—7, 9* — общий вид пыльцевых зерен; *3, 8* — перфорированно-гребневидная экзина. Масштабные линейки в табл. I—IV — 5 мкм.

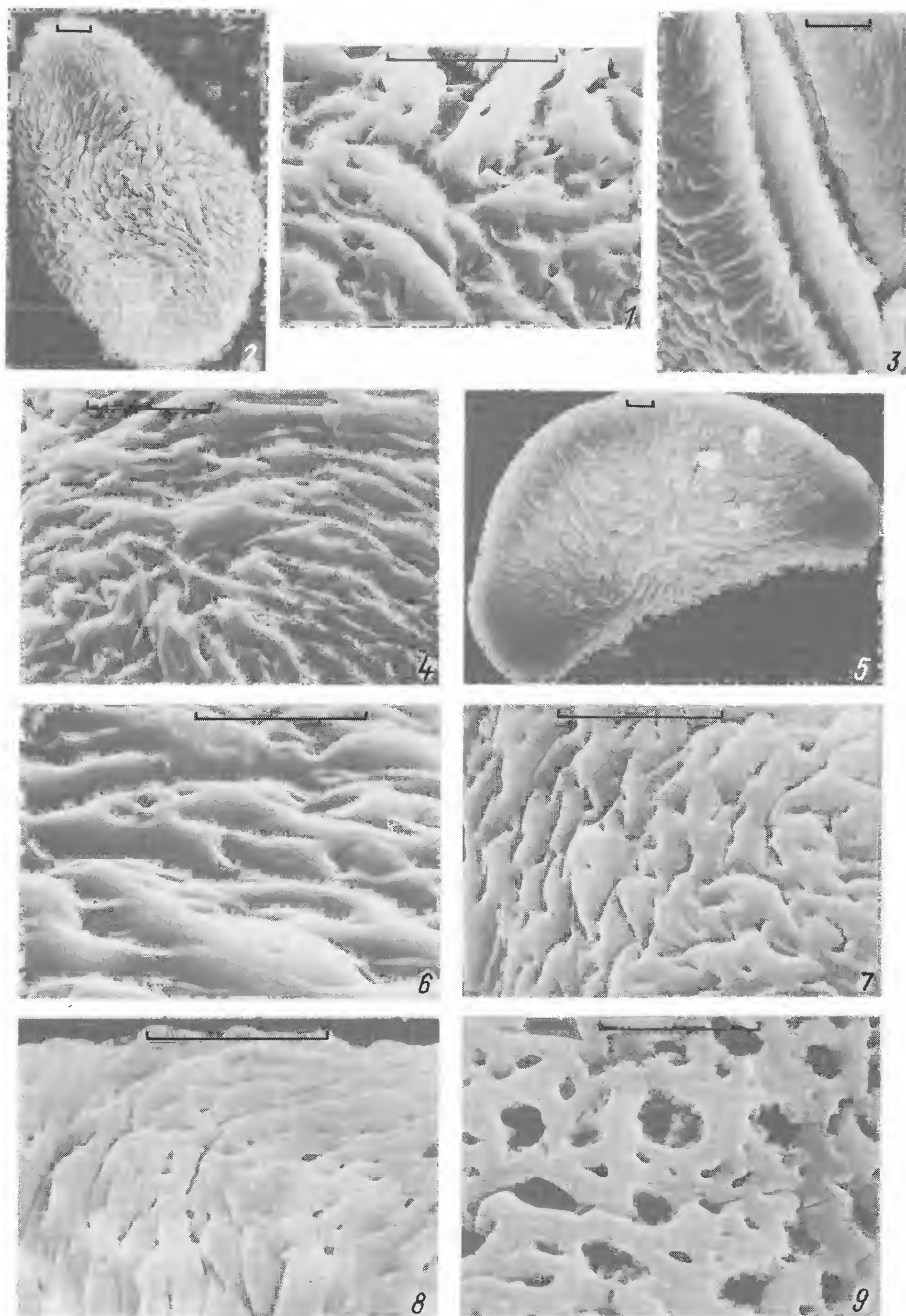


Таблица II. Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов *Alstroemeria*, *Schickendantzia* и *Leontochir*.

1 — Alstroemeria foliosa; *2 — A. psittacina*; *3, 4 — A. pallida*; *5 — A. isabellina*; *6 — A. aurea*; *7 — A. apertiflora*; *8 — Schickendantzia pygmea*; *9 — Leontochir ovallei*. *1, 4, 6—8* — перфорированно-гребневидная экзина; *2, 3, 5* — общий вид пыльцевых зерен; *9* — сетчатая экзина.

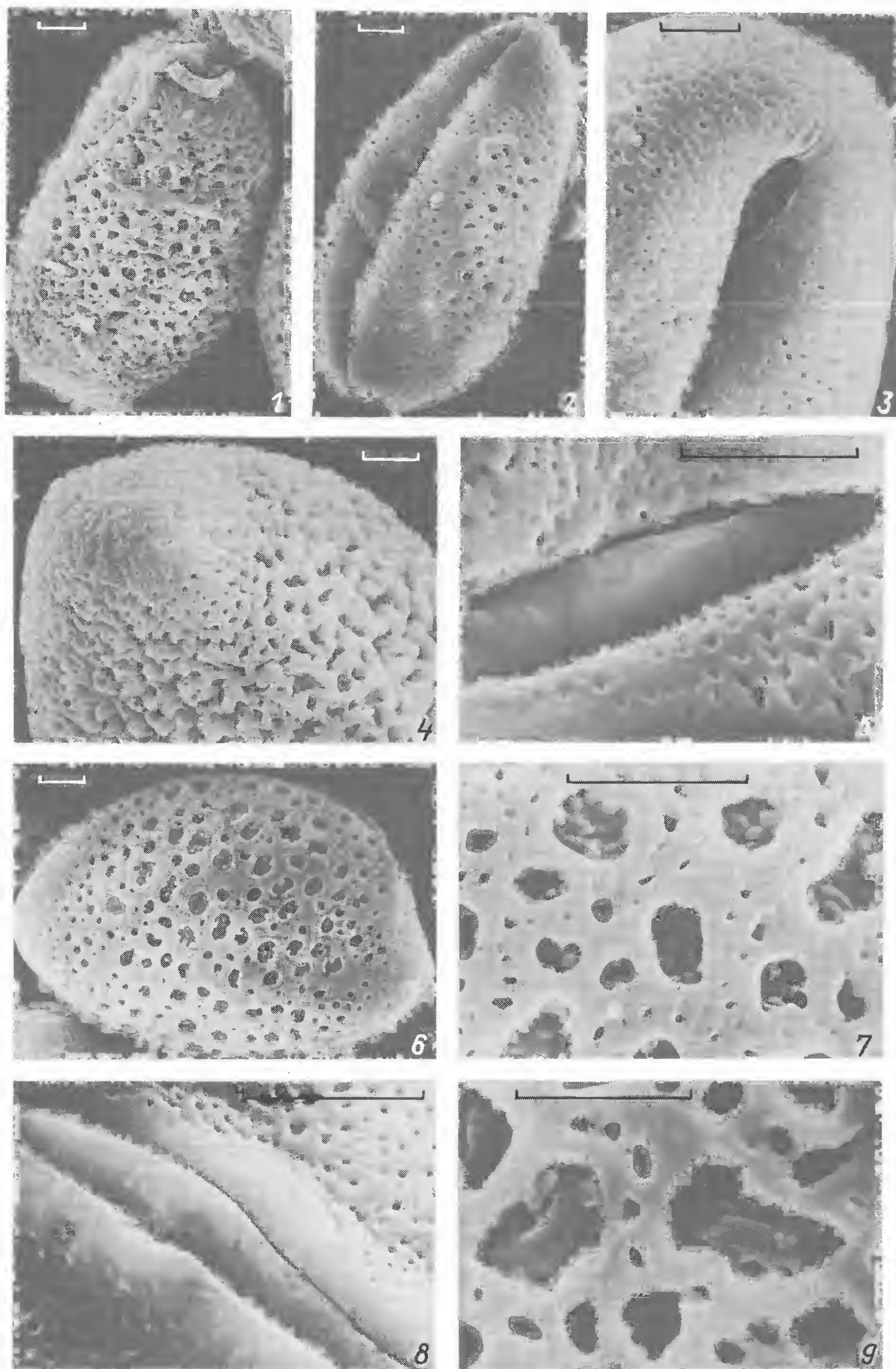


Таблица III. Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов *Leontochir* и *Bomarea*.

1—3 — *Leontochir ovallei*; *4, 5* — *Bomarea hirtella*; *6—8* — *B. salsilla*; *9* — *B. caldasii*. *1, 2, 6* — общий вид пыльцевых зерен; *3, 4* — часть пыльцевого зерна, видна более плотная экзина на концах пыльцевых зерен; *5, 8* — в центре часть борозды с гладкой мембраной; *7, 9* — крупносетчатая экзина.

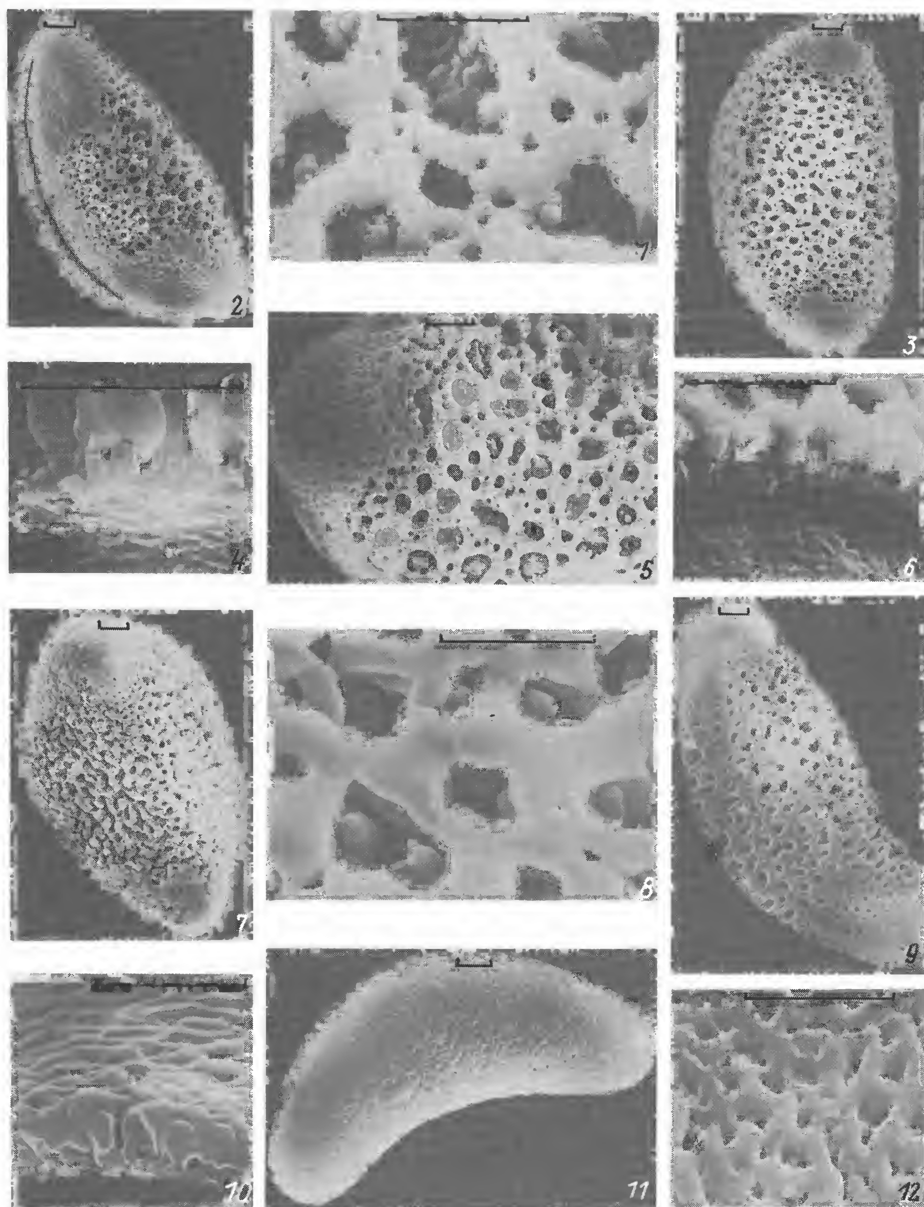


Таблица IV. Пыльцевые зерна, поверхность и структура экзины видов *Bomarea*.

1—3, 5 — *B. acutifolia*; *4, 10—12* — *B. edulis*; *6—8* — *B. hirtella*; *9* — *B. tomentosa*. *1, 8* — крупносетчатая экзина; *2, 3, 7, 9, 11* — общий вид пыльцевых зерен; *4, 6, 10* — структура эктэкзины; *5* — часть пыльцевого зерна, на конце пыльцевого зерна рисунок поверхности значительно мельче; *12* — мелкосетчатая экзина.

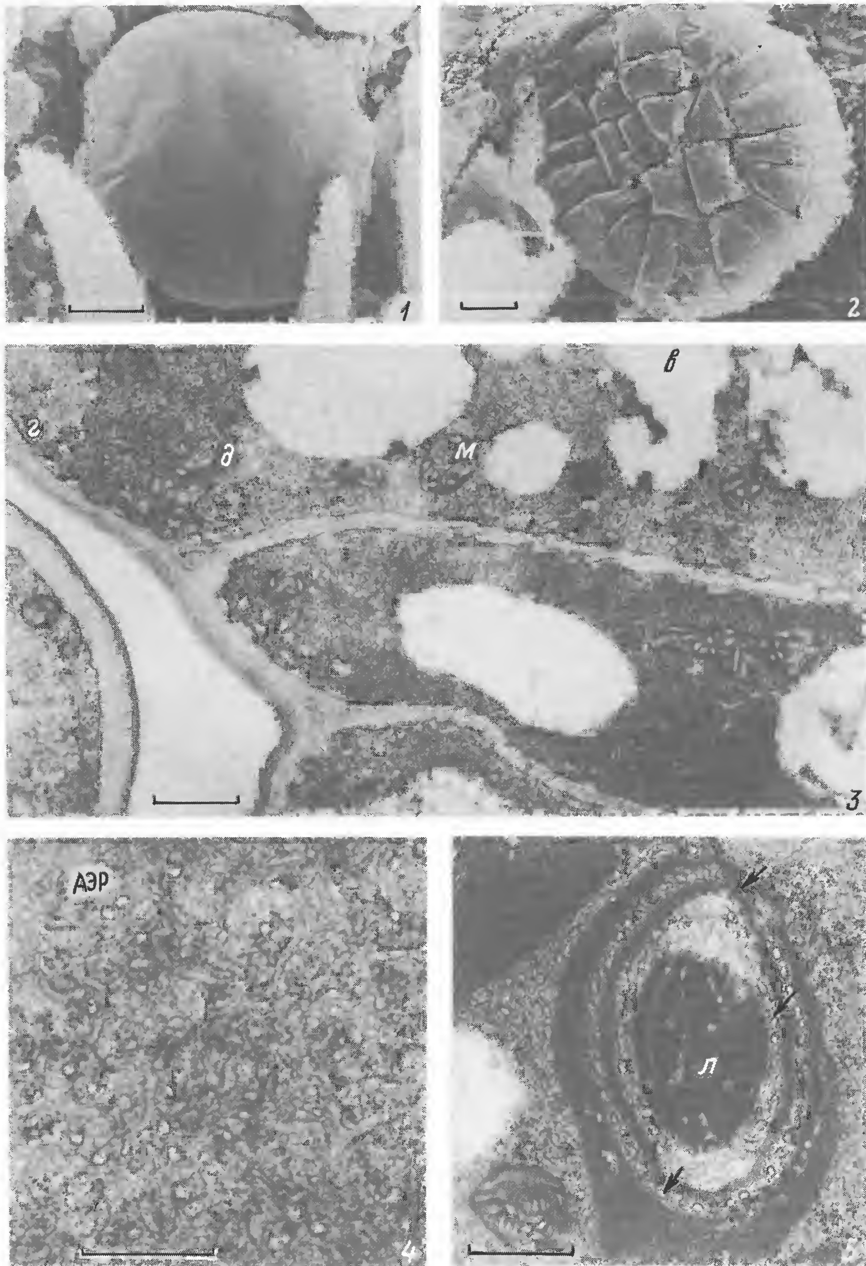


Таблица I.

1 — пельтатная железка на поверхности листа *Dracocephalum moldavica*; *2* — пельтатная железка *D. moldavica* без кутикулы; *3* — фрагмент железки *D. moldavica* на стадии деления; *4* — агранулярный эндоплазматический ретикулум в клетке головки *Nepeta cataria* на стадии секреции; *5* — пластиды в клетке головки *N. cataria* на стадии секреции; стрелки — трубочки агранулярного эндоплазматического ретикулума. АЭР — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *в* — вакуоль, *г* — клетка головки, *д* — диктиосома, *л* — лейкопласт, *м* — митохондрия. Масштабная линейка: *1, 2* — 10; *3*—*5* — 0.5 мкм.

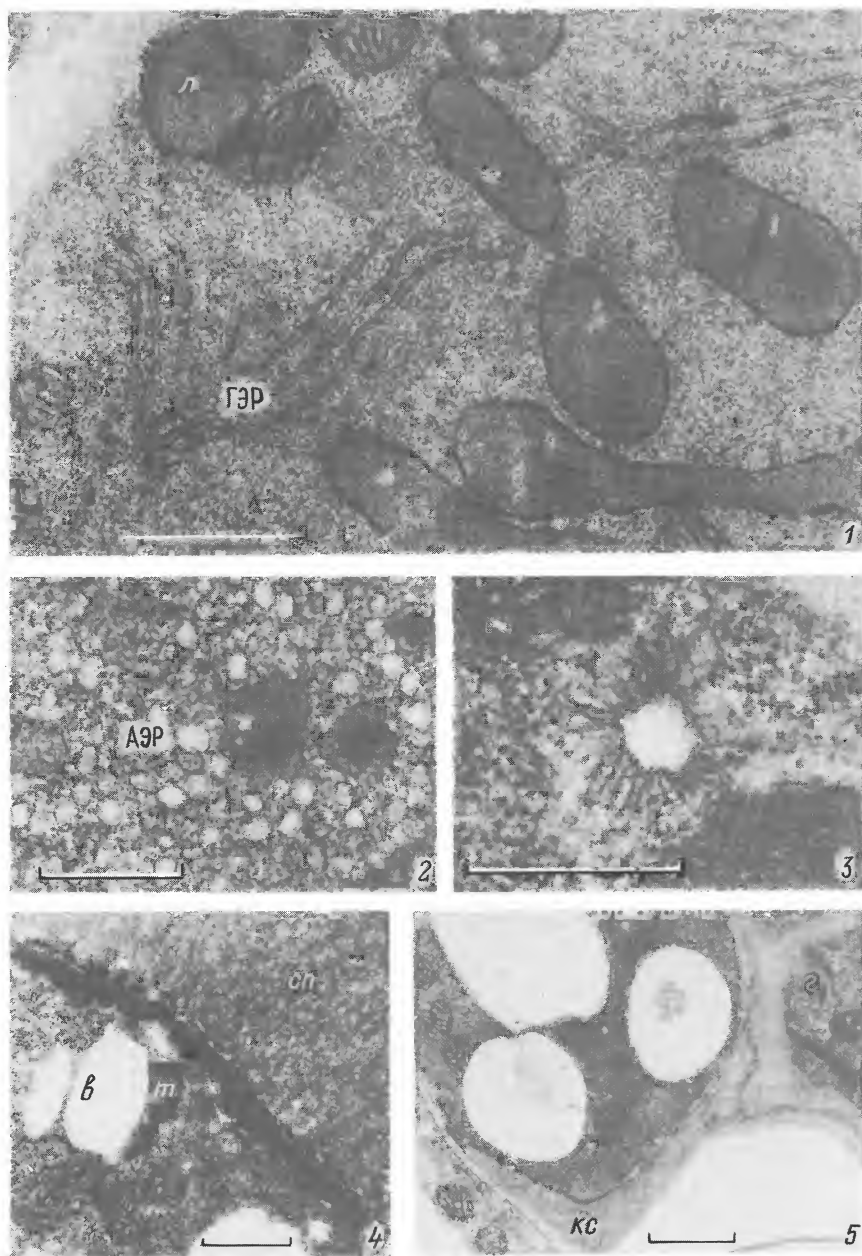


Таблица II.

1 — фрагмент клетки головки *Dracocephalum moldavica* на стадии секреции; *2* — агранулярный эндоплазматический ретикулум в клетке головки *D. moldavica* на стадии секреции после фиксации OsO_4; *3* — ассоциация трубочек агранулярного эндоплазматического ретикулума (дендриоль) в клетке головки железки *D. moldavica* на стадии секреции; *4* — фрагмент клетки головки *Nepeta cataria* на стадии секреции; *5* — кутинизированная латеральная клеточная стенка у ножки *Dracocephalum moldavica.* ГЭР — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *кс* — кутинизированная клеточная стенка, *н* — клетка-ножка, *сп* — субкутикулярная полость, *т* — терпены. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабная линейка: *1* — 1; *2—4* — 0.5; *5* — 2 мкм.



Таблица. Метафазные пластинки *Aegopodium alpestre* и *A. latifolium*.

А — *A. alpestre*, 2n = 88 (Алтай, пос. Березовка); *Б* — *A. alpestre*, 2n = 66 (Курилы, вулкан Головнина); *В* — *A. latifolium*, 2n = 88 (Бурятия, берег оз. Байкал, пос. Утулик). Масштабная линейка — 10 мкм.

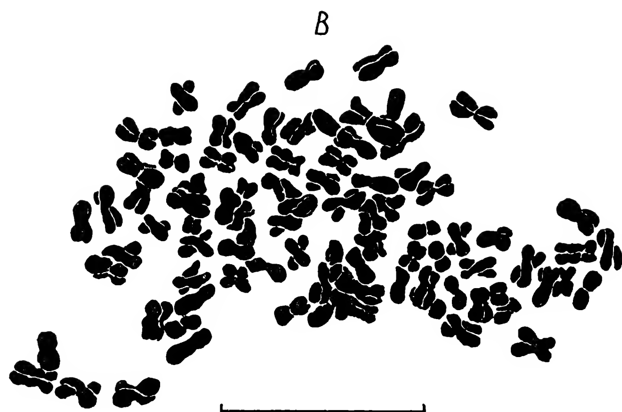


Таблица. (*продолжение*).

CONTENS

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 8. С. 1—128